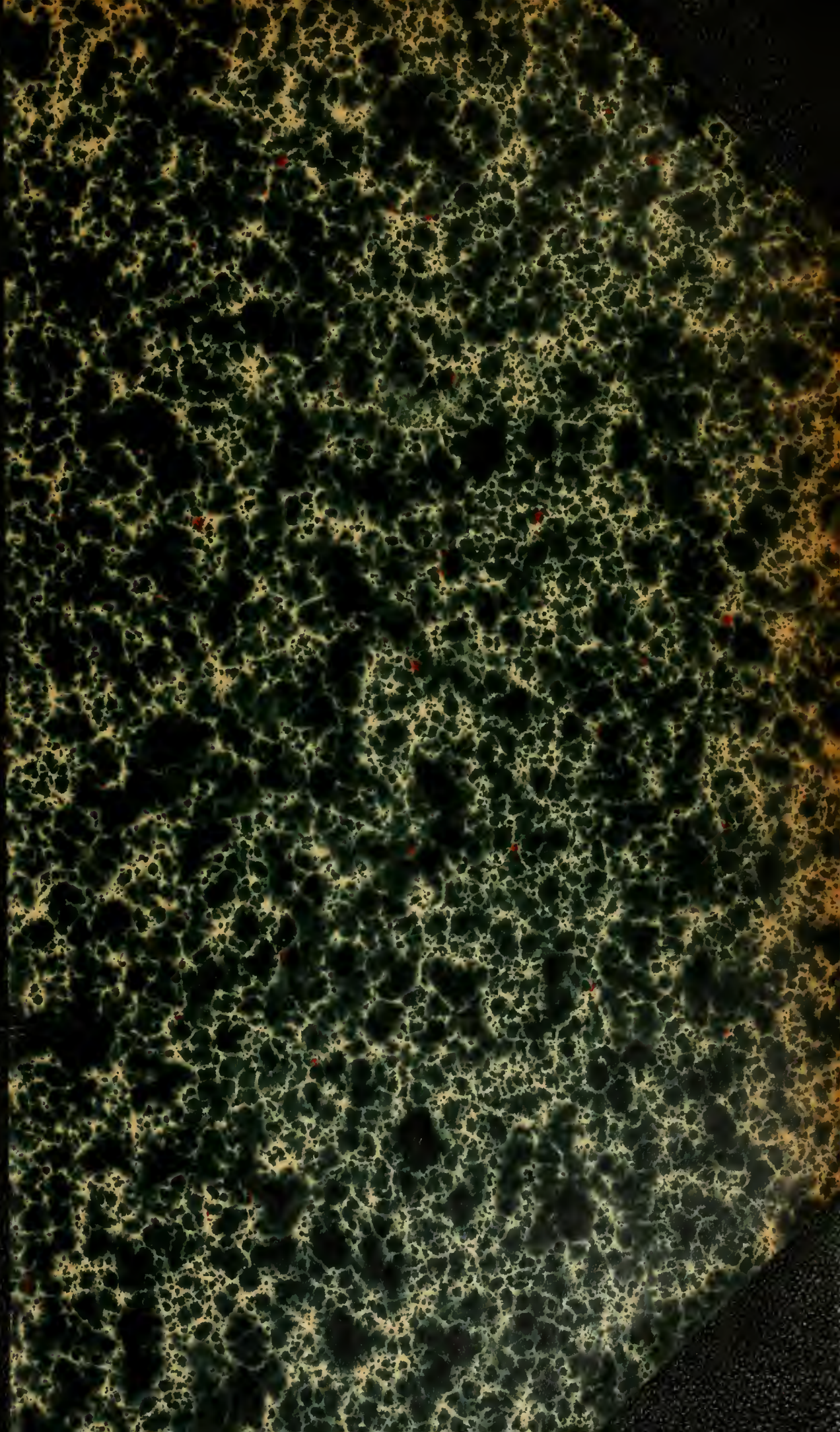


# LA CELLULE

# LA CELLULE

## RECUEIL

## DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXXI

1er FASCICULE

Contribution anatomique et physiologique a l'etude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens. — I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens, par P. CAPPE de BAILLON.

**Prix : 40 francs.**

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1920

# Contribution anatomique et physiologique

A L'ÉTUDE DE

# la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens

## I. LA PONTE ET L'ÉCLOSION CHEZ LES LOCUSTIENS

PAR

P. CAPPE de BAILLON.

*(Mémoire déposé le 15 octobre 1919.)*

# Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens

## I. LA PONTE ET L'ÉCLOSION CHEZ LES LOCUSTIENS

## INTRODUCTION.

### 1. Objet.

Berlese concluait en 1882 un important mémoire sur les organes reproducteurs des Orthoptères, en exprimant le désir de voir un jour les travailleurs orienter leurs recherches du même côté et viser à compléter, par une étude histologique détaillée, les nombreuses données déjà fournies dans ce domaine par l'anatomie (1).

Ce vœu a été en partie réalisé. Quatorze ans plus tard, Fénard (96), en publiant le résultat de ses observations sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital de ces Insectes apportait un appoint sérieux aux premières investigations de Berlese.

Autour de ces travaux d'ensemble se sont groupées, depuis, bon nombre de tentatives partielles portant sur l'anatomie ou l'histologie d'un genre ou d'une espèce déterminés. Malgré cela, il faut le reconnaître, le champ inexploré demeure très vaste, et longtemps encore la reproduction des Orthoptères fournira des sujets de recherches.

Il ne sera question ici que des Locustiens. Tout le monde connait l'appendice en forme de sabre que porte la Sauterelle à l'extrémité de l'abdomen. Cet appendice est l'ovipositeur encore appelé tarière, oviscapte,

(1) « L'istologia comparata di queste parti costituirebbe un importante soggetto di studio per chi potesse disporre dei mezzi necessari all' uopo. Speriamo che tantosto qualche studioso, vorra applicarsi a cosi interessante argomento » (l. c., p. 296; en note).

16644

et sert à la femelle à déposer ses œufs dans le sol ou dans les végétaux. Composé de pièces nombreuses mises en mouvement par des muscles, l'ovipositeur des Locustiens a une structure compliquée, dont l'étude est rendue particulièrement difficile par la dureté et l'épaisseur des pièces chitinisées qui le composent.

La grosse anatomie est connue, mais dans quelques genres seulement et d'après les indications obtenues par la seule dissection; on la désirerait à la fois plus précise et plus étendue, moins pour satisfaire aux besoins d'une description rigoureuse que pour permettre une étude objective du fonctionnement de l'organe. Comment l'ovipositeur pénètre-t-il dans le sol ou dans la moelle d'une tige? Par quel mécanisme s'effectue la progression de l'œuf entre ses lames? Autant de questions qu'une connaissance insuffisante de l'anatomie permettra peut-être de soulever, mais ne permettra pas de résoudre d'une façon satisfaisante.

Même remarque au sujet de l'œuf. L'appareil micropylaire a été décrit d'une façon sommaire et inexacte et le dispositif pneumatique, destiné à assurer à l'embryon la réserve d'air nécessaire à son développement, ne semble pas avoir attiré l'attention jusqu'ici.

Enfin, plusieurs auteurs ont décrit le cheminement de la jeune larve au sortir de l'œuf; mais la rupture de la coquille, l'éclosion proprement dite, a échappé à leurs observations.

Le présent travail a pour but de combler ces lacunes. Dans la première partie il sera question de l'appareil de ponte et de l'œuf; le mécanisme de la ponte et l'éclosion feront l'objet de la seconde partie.

Avant d'aborder le sujet, qu'il me soit permis d'exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur Cuénot de la Faculté des Sciences de Nancy; ses encouragements et ses conseils m'ont aidé à mener cette étude à bonne fin.

Je dois également des remerciments spéciaux au Père Pantel pour la libéralité avec laquelle il m'a ouvert sa belle collection d'Orthoptères; ses connaissances orthoptérologiques ont été mises souvent à contribution au cours de ce travail.

Monsieur G. Gilson, Directeur du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique et M. H. Schouteden, Secrétaire de la Société Entomologique de Belgique, m'ont prêté un aimable et précieux concours pour la partie bibliographique; je saisis cette occasion de leur en témoigner ma gratitude.

Parmi les correspondants qui, de diverses régions, ont eu l'obligeance

de m'expédier le produit de leurs chasses, il en est deux dont je ne veux pas taire le nom ; ce sont Monsieur G. de Vichet et le Père H. Derville ; je les prie d'agréer l'expression de ma sincère reconnaissance.

## 2. Méthode.

L'exécution de bonnes coupes microtomiques dans une région du corps aussi fortement chitinisée, n'est pas sans offrir de sérieuses difficultés ; il sera donc utile d'indiquer en peu de mots les procédés qui ont fourni les meilleurs résultats.

A. *Fixation.*

La fixation se fait en deux temps ; quel que soit le fixateur choisi (formol picro-acétique, alcool acétique au sublimé, alcool, etc....), il est souvent difficile d'en assurer la pénétration dans les appendices ; voici à cet effet le mode opératoire adopté. Une certaine quantité de liquide fixateur est injectée dans le corps de l'Insecte. Quand l'extension de l'abdomen est jugée suffisante, l'extrémité de l'ovipositeur est amputée d'un coup de ciseaux et l'injection est continuée jusqu'à ce que le liquide s'écoule par la blessure. L'animal entier est alors plongé pendant une dizaine de minutes dans de l'alcool à 95°, ce qui expulse en partie l'air des trachées ; il ne reste plus ensuite qu'à prélever les pièces destinées à être définitivement fixées.

B. *Inclusion.*

a) *Larves et adultes venant de muer.* — Les larves et les adultes que l'on peut surprendre au moment de la mue sont traités à la manière des pièces ordinaires et inclus dans la paraffine. Ce procédé est évidemment le plus commode, mais s'il permet d'acquérir une idée suffisamment exacte de l'anatomie de l'Insecte, il ne saurait être utilisé pour l'histologie fine des organes dont le développement s'achève durant les semaines qui suivent la dernière mue.

b) *Adultes.* — Qu'il s'agisse d'adultes préalablement fixés ou d'échantillons desséchés traités par une solution diluée de potasse caustique, il faudra presque nécessairement recourir, pour les coupes, à l'un des deux procédés suivants : la pièce peut être incluse dans la paraffine, mais les coupes sont faites à sec, au rasoir oblique en prenant la précaution d'étendre une couche de collodion fluide sur le bloc avant chaque coup de ra-

soir; cette première méthode donne d'excellents résultats; elle permet les coupes fines et leur coloration sur le porte-objet.

Le second procédé doit être réservé plutôt à la grosse anatomie et aux pièces colorées en masse. Celles-ci, après le traitement d'usage, sont enrobées au collodion, qu'on laisse durcir, par évaporation très lente, jusqu'à la consistance de la corne ramollie. La plus grande partie de la masse d'enrobage étant enlevée au scalpel autour de la pièce, on dépose celle-ci sur le bloc, puis à l'aide du fer chaud, on la recouvre d'une couche aussi mince que possible de paraffine qui suffit à l'assujettir et à la préserver de l'évaporation. Le bloc est alors débité au rasoir oblique que l'on maintient toujours humecté d'alcool.

Cette méthode préserve la chitine de l'action prolongée d'une température élevée, qui lui enlève toujours un peu de son élasticité, mais l'évaporation de l'alcool-éther entraîne fréquemment une légère déformation des pièces et la rétraction des tissus mous.

C. *Coloration.*

Il faut choisir de préférence les colorants qui laissent à la chitine sa coloration naturelle.

L'hématoxyline acide d'Ehrlich, doublée d'un colorant cytoplasmique tel que le Rouge Congo ou l'Eosine, est recommandée pour la coloration sur porte-objet des coupes de larves ou d'imagos venant de muer (1).

L'hématoxyline de Delafield selon la formule de Gilson, le carmin aluné seront employés avec avantage pour les pièces enrobées à la paraffine et débitées à sec au rasoir oblique avant d'être colorées.

La cochenille aluno-picrique de Gilson demeure le colorant de choix pour les colorations en masse. D'un emploi facile, elle a sur les autres colorants l'avantage d'une pénétration parfaite des pièces les plus volumineuses sans danger de surcoloration.

(1) Pour remédier à l'inconvénient qui résulte d'un séjour prolongé des coupes dans un liquide aqueux et éviter qu'elles ne se détachent au cours des manipulations, on peut recourir au procédé suivant A peine sorti du bain d'alcool absolu, la lame portant les coupes est recouverte d'une couche très mince de collodion liquide et plongée presque aussitôt dans l'alcool à 95°. La coloration et le montage des coupes sont ensuite effectués à la manière ordinaire, l'action de l'hématoxyline acide n'étant aucunement entravée par la couche de collodion. Il suffira d'un séjour de quelques minutes dans l'alcool absolu pour faire disparaître cette dernière et rendre au porte-objet sa transparence parfaite.

### 3. Liste des espèces étudiées.

*Remarques.* — I. La liste des noms, tout au moins pour ce qui concerne les espèces européennes, a été dressée à l'aide du *Prodromus der Europäischen Orthopteren* de Brunner von Wattenwyl (82); on a mis en regard celle des désignations synonymiques adoptées par les partisans à outrance du principe de priorité; ces désignations sont empruntées au catalogue de W. F. Kirby (*A Synonymic Catalogue of Orthoptera.* — London, 1904—1910).

II. Les espèces mentionnées constituent un matériel d'étude de valeur inégale. Bon nombre d'entre elles ont été obtenues à l'état vivant ou préalablement fixées; on leur empruntera la majorité des données histologiques. Les autres sont des échantillons de collection qui ont dû subir, avant d'être utilisés, un séjour prolongé dans la potasse; ils ne pourront fournir que des détails de grosse anatomie. A titre de renseignement, les espèces de la dernière catégorie ont leur nom précédé d'un astérisque.

| | | |
|---|---|---|
| *Phanéroptérides.* | | |
| Holochlora biloba Stål. | | Madagascar |
| Steirodon validum Stål. | | Amérique du Sud |
| Barbitistes Fischeri Yers. | | France |
| * Orphania denticauda Charp. | | France |
| * Isophya pyrenæa Serv. | | France |
| Phaneroptera falcata Scop. | | Espagne |
| Phaneroptera quadripunctata Br. | | France |
| Tylopsis liliifolia Fabr. | T. thymifolia Petagna | France |
| Odontura spinulicauda Ramb. | O. glabricauda Charp. | Espagne |
| Leptophyes punctatissima Bosc. | | Belgique |
| *Méconémides.* | | |
| * Cyrtaspis scutata Charp. | | France |
| Meconema varium Fabr | M. thalassina De Geer | Hollande |
| * Thaumaspis trigonurus Bol. | | Indes |
| * Nicephora subulata Bol. | | Indes |
| *Mécopodides.* | | |
| * Mecopoda elongata L. | | Indes |
| * Pseudophyllanax imperialis Mont. | | Nelle Calédonie |
| *Pseudophyllides.* | | |
| * Sathrophyllia rugosa L. | | Indes |
| * Phyllominus nodulosus Bol. | | Indes |

| | | |
|---|---|---|
| *Conocéphalides.* | | |
| Conocephalus mandibularis Charp | Conocephaloides nitidulus Scop. | France |
| * Conocephalus pallidus Redt. | Conocephaloides pallidus | Indes |
| * Oxystethus pulcher Bol. | | Indes |
| Xiphidium dorsale Latr. | Anisoptera dorsale | Hollande |
| * Xiphidium bivittatum Bol. | Anisoptera bivittatum | Indes |
| * Xiphidium maculatum Le Guill. | Anisoptera maculatum | Afrique |
| *Sagides.* | | |
| Saga serrata Fabr. | S. pedo Pall. | Espagne |
| *Locustides.* | | |
| Locusta viridissima L. | Phasgonura viridissima | France |
| * Decolya visenda Bol. | | Indes |
| *Decticides.* | | |
| Gampsocleis glabra Herbst | | France |
| Thyreonotus corsicus Serv. | | France |
| Antaxius Kraussi Bol. | | France |
| Anterastes Raymondi Yers | | France |
| Scirtobænus grallatus Pant. | | Espagne |
| Decticus verrucivorus L. | Tettigonia verrucivora | France |
| Decticus albifrons Fabr. | Tettigonia albifrons | France |
| Thamnotrizon cinereus L. | Pholidoptera griseoaptera De Geer | France |
| Thamnotrizon femoratus Fieb. | Pholidoptera femorata | France |
| Platycleis grisea Fabr. | Chelidoptera albopunctata Goeze | France |
| Platycleis brachyptera L. | Chelidoptera brachyptera | Hollande |
| Platycleis Saussureana Frey | Chelidoptera abbreviata Serv. | France |
| *Calliménides.* | | |
| Callimenus Pancici Br. | C. longicollis Fieb. | Serbie |
| *Ephippigérides.* | | |
| Ephippigera vitium Serv. | Ephippigerida ephippiger Fiebig | France |
| Ephippigera areolaria Bol. | Ephippigerida areolaria | Espagne |
| Ephippigera biterrensis Marq. | Ephippigerida biterrensis | France |
| Ephippigera rugosicollis Ramb. | Uromenus rugosicollis | France |
| Ephippigera Brunneri Bol. | Steropleurus Brunneri | Espagne |
| Platystolus surcularius Bol. | | Espagne |
| *Hétrodides.* | | |
| Pycnogaster Graellsi Bol. | | Espagne |
| Pycnogaster Bolivari Br. | | Espagne |
| * Eugaster Guyoni Serv. | | Afrique |

| | | |
|---|---|---|
| *Gryllacrides.* | | |
| Gryllacris Artinii Griff. | | Indes |
| Gryllacris abbreviata Br. | | Indes |
| * Eremus Decolyi Bol | | Indes |
| Eremus elegantulus Bol. | | Indes |
| *Sténopelmatides.* | | |
| Troglophilus neglectus Krauss. | | Carniole |
| Dolichopoda Linderi Duf. | D. geniculata Costa | France |
| Oryctopus Bolivari Br. | | Indes |

Gemert, décembre 1914.

PREMIÈRE PARTIE.

# Anatomie.

## Chapitre Premier.

## La chambre périvulvaire et ses dépendances.

L'organe de la ponte chez les Locustiens comprend deux régions bien distinctes. L'une antérieure, dépourvue d'apodèmes, est essentiellement constituée par une cavité où aboutissent les oviductes et la spermathèque; c'est l'atrium ou la chambre périvulvaire. L'autre est complexe : sa partie basilaire est encombrée de pièces chitineuses reliées entre elles par des muscles; c'est la partie mécanique cachée. Cette partie cachée est prolongée à l'extérieur par les valvules de l'ovipositeur et forme avec elles ce que l'on peut appeler l'armature génitale.

C'est de la région antérieure qu'il sera question dans ce premier chapitre. Une revue rapide des données de la bibliographie précédera l'exposé des acquisitions nouvelles.

### A. Revue bibliographique (1).

Dès 1838 on trouve indiquées dans le « Traité élémentaire d'anatomie comparée » de Carus les annexes de l'appareil femelle des Orthoptères.

(1) Afin d'éviter les redites, on se contentera d'exposer les idées des différents auteurs qui ont précédé; la critique jugée nécessaire trouvera place dans le courant du travail.

- Parmi les Orthoptères, dit l'auteur, la Sauterelle a deux grands ovaires en forme de houppes, qui se composent d'une multitude de vaisseaux ovariens appliqués les uns contre les autres et parsemés d'un nombre considérable de trachées d'un très grand calibre. Ces deux ovaires aboutissent à un oviducte commun qui se réunit avec celui du côté opposé pour produire un court vagin dans lequel s'ouvre une petite vésicule pourvue d'un vaisseau sécrétoire particulier qui est flexueux et terminé en cul de sac - (p. 425).

La confusion entre les deux organes : „vésicule - et „vaisseau sécrétoire" est reproduite dans la description que fait Dufour (41) de - l'appareil sébifique - des Ephippigérides, composé, dit-il, d'un corps sphéroïdal terminé en arrière par un conduit excréteur qui s'insère à l'origine supérieure de l'oviducte.

De Siebold et Stannius (49) établissent la véritable signification de - l'appareil sébifique" décrit par Dufour et donnent des notions précises sur le réceptacle séminal des Locustiens. On retrouvera textuellement leurs conclusions dans l'ouvrage de Fischer (53).

Leydig (59), dont le travail semble avoir été un peu oublié par ses successeurs, a fait des recherches sur la structure fine de la spermathèque et de la glande annexe du *Locusta viridissima*. La coloration blanche du réservoir est due, dit-il, à l'assise de cellules que recouvre l'intima, et il ajoute : „Von der Intima der Samentasche gehen nach ihrem ganzen Umfang abermals Röhrchen zu den eben besagten Zellen, wie nach Kalilauge klar wird; sie sind schwach gekrümmt, laufen spitz zu, sind aber regelmässig ein bis zweimal eingeschnürt - (p. 87). Puis l'auteur passe à la structure du conduit séminal : „In Ductus seminalis erscheint die Intima bedeutend verdickt, und die aus der Zellenlage zu ihr führenden chitinisirten Röhrchen sind äusserst zahlreich und besetzen auf's Dichteste ringsum die Intima; sie unterscheiden sich ferner von denen der Samentasche dadurch, dass sie um vieles länger sind, übrigens die Form einfacher, geschlängelter Röhrchen haben" (ibid.). Spermathèque et conduit séminal sont entourés d'une couche de fibres musculaires qui atteint une épaisseur considérable à l'entrée du réservoir.

Dans un mémoire important, auquel il a été fait allusion plus haut, Berlese (82) s'étend longuement sur l'appareil reproducteur femelle des Locustiens; voici quelques conclusions du travail :

- L'*utero* è un tubo lungo, depresso, metti all' esterno colla vulva ..."

« La *vulva* è formata da una membrana la quale si fissa inferiormente all' ottavo arco, e lateralmente all' oviscapto » ... „Ai lati della vulva si notano due fossette, nelle quali si cela la punta ottusa del filetto inferiore dell' oviscapto ".

« La *spermoteca* ha varia forma .... un dotto discretamente lungo, aprentesi nel centro della parete superiore dell' utero " (p. 272).

Plus loin l'auteur décrit les muscles de l'utérus, au nombre de deux : un muscle constricteur qui enserre l'utérus depuis la vulve jusqu'à l'origine des oviductes et un muscle rétracteur „inserto sulla squama dell' settimo arco inferiore e attacato all' utero sulla sua faccia superiore « (ibid.).

Enfin traitant des rapports qui existent entre les organes reproducteurs des deux sexes, Berlese s'exprime ainsi sur l'origine de la spermathèque : « La spermoteca è originata dall' utero, essa non è altro che un diverticolo, un sacco se si vuol dire, derivato direttamente dalla membrana che constituisce la volta superiore dell' utero. La struttura di quest' organo, che corrisponde esattamente alla struttura della spermoteca, è una prova convincente di questa supposizione, punto paradossale » (p. 295).

Dix ans plus tard (93) l'étude embryologique du *Xiphidium fasciatum* fournit à Wheeler des données intéressantes sur la formation de la chambre périvulvaire et de ses annexes : « The female larva, like the male has no external orifice to the sexual organs at the time of hatching » .... „The first traces of a vagina were found in *Xiphidium fasciatum* larvæ about 10 mm long. Here the terminal ampullæ meet, but the surfaces of mutual contact are limited at the pointed tips. The vagina is a short and broad invagination of the hypodermis between the seventh and eighth segments. Its tip extends to the juncture of the terminal ampullæ. In a somewhat later stage, the ampullæ open into each other and into the vagina. The three pairs of gonapophyses are already assuming their definitive characters " (p. 122).

Peytoureau (95), décrivant l'appareil femelle du *Platyphyllum giganteum* Warion (= *Pseudophyllanax imperialis* Mont.), parle ainsi de l'oviducte : „ Le 8e sternite ou plaque sous-génitale se termine (Pl. VI, fig. 1 et 4 VIII') postérieurement en deux pointes creuses dont la paroi supérieure membraneuse va se confondre dans sa région médiane avec le bord antérieur de la barre transversale inférieure (Pl. VI, fig. 3 *b*) des apophyses génitales accessoires; plus en dehors, de chaque côté dans un plan inférieur, elle soutient la base des apophyses génitales inférieures, auxquelles

on peut dire, par analogie avec la disposition décrite chez la *Periplaneta americana* femelle, qu'elle donne naissance.

C'est à travers cette membrane, immédiatement au-dessous des apophyses inférieures, que se trouve l'orifice de l'oviducte, c'est-à-dire entre le 8e sternite et le 9e, contrairement à ce que nous avons vu chez la *Periplaneta* où le même canal débouche entre le 7e et le 8e dans la fente de la pièce trapézoïde » (p. 83).

Dans une note annexée au texte, l'auteur insiste de nouveau sur cette particularité en comparant le *Pseudophyllanax imperialis* au *Decticus verrucivorus* chez lequel, dit-il, « l'ouverture de l'oviducte se trouve placée entre les apophyses inférieures, près de leur base, à peu près dans la même situation mais un peu plus en avant que chez le *Platyphyllum giganteum* » (ibid.).

Il a été fait allusion plus haut au travail de Fénard (96) sur l'histologie des organes complémentaires internes; voici comment s'exprime l'auteur au sujet du réservoir séminal. « Le *receptaculum seminis*, dit-il, s'embouche à la paroi dorsale de l'oviducte à peu près en son milieu. Il a une longueur totale d'environ 5 mm. On y distingue deux parties : 1° un *réservoir séminal* qui est ellipsoïdal et non sphérique comme le prétend Berlese; .... 2° un *canal séminal.* » ... « La paroi du réceptacle séminal est assez épaisse ». ... « On remarque dans la couche cellulaire deux rangées de noyaux; ceux qui sont externes sont gros et clairs avec des granulations peu abondantes; les autres sont plus petits, plus colorés par les réactifs et appartiennent à des cellules assez larges du côté interne, mais se rétrécissant vite à partir du noyau pour devenir effilées et se terminer à une faible distance de la membrane basilaire. Il existe aussi des canalicules plus fins, plus déliés que ceux des Acridides; ils sont rectilignes ou légèrement sinueux et indiquent la présence de *glandes monocellulaires*. ... La structure du canal séminal est identique à celle du réservoir » (p. 80).

Packard (98) n'étudie pas directement la région génitale des Locustiens, mais donne seulement à la page 298 de son manuel d'Entomologie un dessin de Burgess représentant une section sagittale d'une espèce du genre *Anabrus*. Cette figure destinée à faire connaître surtout la disposition du tube digestif de l'Insecte, contient aussi des détails précis sur les organes reproducteurs.

Dans la description que fait Monti (02), de l'appareil femelle du *Dolichopoda geniculata*, on relève les indications suivantes : « I due ovidotti,

ruinendosi fra di loro, vanno a terminare nella vagina dove, nella parte inferiore, o meglio posteriore, viene pure adaprirsi un altre parte dell' organo reproduttore femminile, il serbatojo seminale o spermoteca piriforme ed unico ». ... Et l'auteur ajoute cette remarque : « Si observerebbe dunque nella *Dolichopoda geniculata* una differenza rispetto ad altre Locustidæ, dove, secondo il Berlese, la spermoteca sbocca tra i due ovidotti, in quella parte chiamata impropriamente utero » ... (p. 22 - 23).

En quelques phrases très simples Snodgrass (03) donne une idée correcte de l'anatomie de la région génitale du *Peranabrus scabricollis* Thom : „In the female organs, fig. 7, the ovaries *(ov.)* consist of two large oval masses of egg tubes, about fifteen tubes in each, lying in the upper lateral parts of the abdominal cavity from the first to the seventh segments. The tubes converge posteriorly and open together into the upper ends of the oviducts *(ov.)*, ... The vagina is very short and opens into the genital chamber above the anterior end of the eighth sternum.

« The spermatheca *(spt.)* is an oval sac opening by a narrow neck into the dorsal wall of the genital chamber just back of the opening of the oviduct. A long coiled tubular gland *(gl.)* lies on the right side of the rectum and opens posteriorly between the bases of the gonapophyses" (p. 187).

Le beau traité de Berlese (09) sur les Insectes contient un grand nombre de détails sur la région étudiée. Beaucoup sont fournis par les Orthoptères; les autres s'y rapportent plus ou moins directement.

Après quelques considérations générales sur l'origine de l'appareil reproducteur, l'auteur, passant au détail, dit de l'oviducte : « Esso è di origine ectodermale; si conserva pari in Efemeridi, ma in tutti gli altri, l'ovidutto di un lato concorre con quello del lato opposto nel condotto impari che prende il nome di *ovidutto comune* od anche di *utero* o di *vagina*" (p. 868).

L'éminent professeur fait remarquer que la position de la *spermathèque* par rapport au vagin est très variable chez les Insectes. „Inoltre la spermoteca può trovarsi in posizione dorsale oppure ventrale rispetto alla vagina, aprirsi cioè sulla parete dorsale o ventrale del detto organo, oppure non avere colla vagina alcun rapporto (Acrididi, Blattidi) ed in questo caso la spermoteca si apre in un grand atrio, che molto a torto qualche autore chiama *cloaca*, sul fondo del quale atrio si apre tutto affato distintamente la vulva. » Et il ajoute : „La posizione più frequente è quella per cui la spermoteca sbocca attraverso la parete dorsale della vagina » (p. 870 - 871).

Berlese n'insiste pas sur la structure de cet organe; il se contente de reproduire une figure de Fénard empruntée à l'*Acridium ægyptium*.

Quelques pages plus loin, dans une revision générale des appareils femelles chez les Insectes, il caractérise ainsi les Locustiens : „ *Locustidi :* Due ovari (ad ovarioli panoistici) con grandissimo numero di ovarioli. Esiste una spermoteca a forma diversa, secondo i generi, ma in generale con condotto grosso, corto, rettilineo, aprentesi nella parete dorsale dell' oviduttо " (p. 886).

Cholodkowsky (11) consacre quelques pages à l'étude des organes reproducteurs des genres *Decticus*, *Locusta*, *Platycleis* et *Isophya;* il s'attache surtout à montrer la véritable signification des « spermatophores » que l'on rencontre dans la spermathèque de ces Insectes, les *Isophya* exceptés, et propose, pour désigner ces formations, le nom plus exact de „ spermatodoses ».

### B. Données de l'observation.

La *chambre* ou l'*atrium périvulvaire* (1) est donc la cavité dans laquelle s'ouvre, par la *vulve*, l'*utérus* ou mieux l'*oviducte commun;* cette définition préliminaire supprimera l'inconvénient qui résulte toujours dans la description de ces régions, de la confusion entre l'*oviducte commun*, l'*utérus* et le *vagin*.

La cavité, au dire de Wheeler (93), débuterait par une invagination de l'hypoderme dans l'intervalle qui sépare le septième segment du huitième. Il semble que dans la majorité des cas, la dépression se produise plus en arrière, à la base antérieure des valvules ventrales, et qu'une large portion du huitième sternite coopère à la formation de la chambre périvulvaire. Celle-ci, d'abord fermée en cul-de-sac, s'abouche bientôt en avant avec l'extrémité distale des oviductes définitivement réunis sur la ligne médioventrale. C'est cette région anatomique qu'il s'agit de décrire en prenant le *Locusta viridissima* comme type, quitte à signaler ensuite les particularités spéciales aux différentes tribus.

L'origine même de la chambre périvulvaire assurant à ses parois une solidité capable de résister à un séjour prolongé dans une solution de potasse, on peut utiliser ce réactif pour la dégager de tous les tissus qui masquent sa configuration et nuisent à l'étude de ses rapports avec les organes voisins.

(1) Le mot « périvulvaire » semble préférable à celui de « prévulvaire », s'il est vrai que la vulve s'ouvre non pas au fond, mais au centre de la cavité en question.

La FIG. 1 représente la région terminale de l'abdomen ainsi préparée et étalée sur la face ventrale ; il ne reste donc que les parties chitinisées d'origine ectodermique. Vers le centre du dessin, dans l'axe de l'ovipositeur, *ovp*, on aperçoit une formation cordiforme dont la pointe inférieure, mal délimitée, se perd au milieu des apophyses chitineuses de l'armature génitale; les contours de cette pièce centrale sont les contours même de ce que l'on pourrait appeler le plafond ou la paroi dorsale de la chambre périvulvaire.

Comme il est aisé de le voir, son bord antérieur ne dépasse pas le bord antérieur de la plaque sous-génitale, *ps*, et son bord postérieur se confond avec l'apophyse transverse, *at* ; on décrira donc sous le nom de chambre périvulvaire la cavité sous-jacente comprise entre ces limites.

Le plafond de la chambre périvulvaire, la figure l'indique assez, n'est pas une surface unie. Son bord antérieur est fortement échancré et porte des festons chitineux dont les plis convergent vers une sorte de dôme central au sommet duquel s'implante le conduit d'une vésicule, *sp*. Du fond de l'échancrure se détache un lambeau chitinisé à extrémité libre et comme effilochée.

La FIG. 2 donne la signification de ces divers éléments. Elle est empruntée à dessein à un imago sacrifié aussitôt après la dernière mue et représente l'appareil femelle avec toutes ses annexes. Afin de mettre ce dernier mieux en évidence, on s'est contenté d'indiquer le contour des segments abdominaux par un trait pointillé.

Le plafond de la chambre périvulvaire se reconnait à peine; son bord antérieur surtout est profondément modifié. Dans sa région médiane, à l'endroit même où se trouvait l'échancrure précédemment décrite, aboutissent les deux oviductes, *od*, surmontés des ovaires, *ov*, dont les gaines ovulaires sont encore filiformes.

Près de leur point de jonction, les oviductes portent, sur la face dorsale, deux formations sphériques *go*, dont les fonctions glandulaires seront établies plus loin. Entre les deux glandes, mais à un niveau inférieur, s'insère le conduit de la spermathèque *sp*. Le tout est maintenu en place par des brides musculaires $\omega$, $\pi$, $\theta$, $\iota$, $\eta$, fixées aux divers points de la paroi abdominale.

Quand au tube contourné, *ga*, situé à l'entrée de l'ovipositeur, il n'appartient pas au plafond de la chambre périvulvaire, car il débouche au-delà de l'apophyse transverse qui forme la limite postérieure de cette cavité.

Cette indication du reste était déjà fournie par la figure précédente, FIG. 1, *ga*.

Les données acquises par cette première orientation trouveront leur complément indispensable dans une coupe sagittale de l'abdomen, intéres-

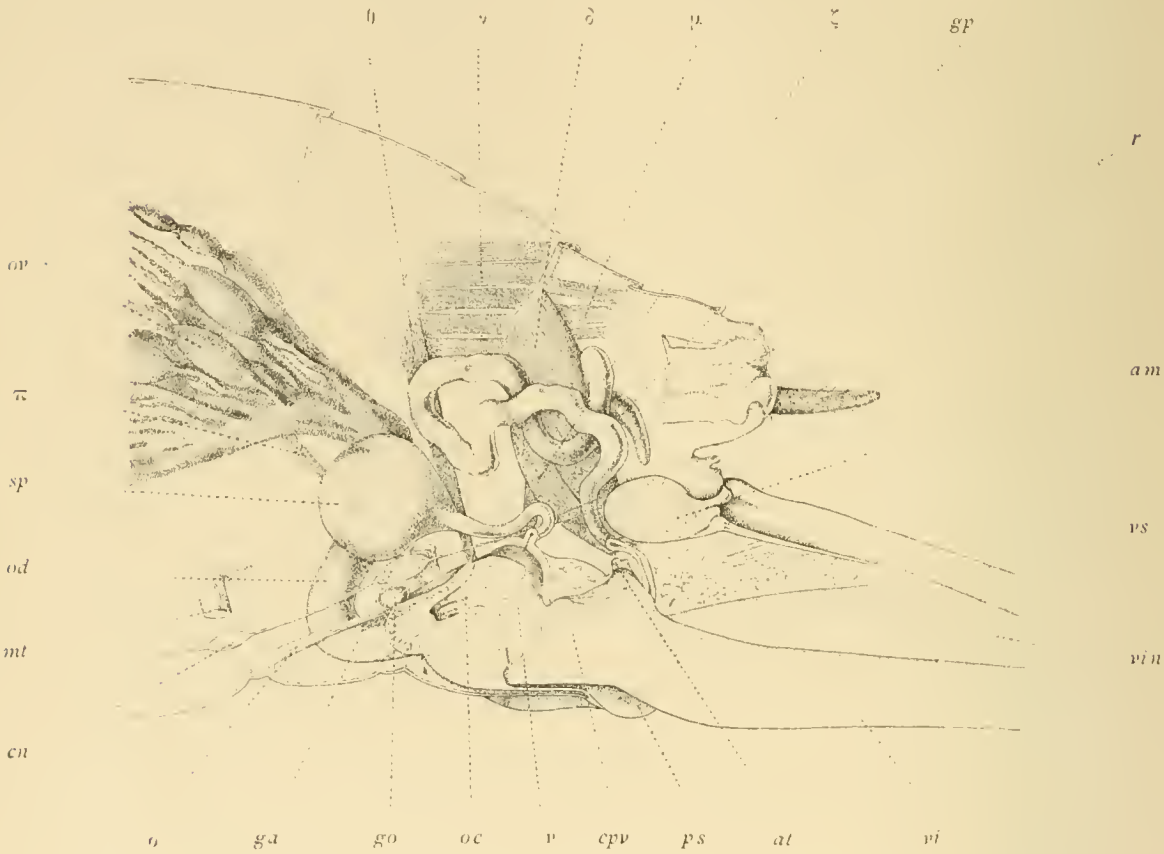



FIG. I. Section sagittale de l'extrémité abdominale du *Locusta viridissima* ♀ ; *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *cn*, chaîne nerveuse; — *cpv*, chambre périvulvaire; — *ga*, ganglion anal; — *go*, glandes annexes de l'oviducte; — *gp*, glande de l'ovipositeur; — *mt*, muscles transverses; — *oc*, oviducte commun; — *od*, oviductes; — *ov*, ovaires; — *ps*, place sous-génitale; — *r*, rectum; — *sp*, spermathèque; — *v*, vulve; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieure, interne, supérieure de l'ovipositeur; — δ, ζ, θ, μ, ν, ο, ρ, π, muscles de l'appareil femelle (Demi-schématique)

sant à la fois le débouché commun des oviductes et celui de la spermathèque. La FIG. I représente cette coupe, mais complétée par les résultats de la dissection, de manière à fournir une vue d'ensemble des organes. Elle est demi-schématique cependant, car la musculature secondaire, les appareils digestif et circulatoire, tout ce qui, en un mot, n'intéresse pas directement le sujet, a été volontairement négligé.

A l'ovaire droit, *ov*, dégagé du riche réseau trachéen qui l'emprisonne

à l'état naturel, fait suite l'oviducte *od*, dont on peut suivre le trajet sinueux jusqu'à sa jonction au premier plan avec l'oviducte gauche. De la réunion des deux résulte la formation de l'oviducte commun, *oc*, qui s'ouvre par la vulve, *v*, sur le plancher de la chambre périvulvaire, *cpv*.

Ce plancher ou, si l'on veut, la paroi ventrale de la chambre est constituée par la plaque sous-génitale, *ps*. Dans la région moyenne de la paroi dorsale ou supérieure, débouche la spermathèque, *sp*, et l'espace compris entre ces deux parois, *cpv*, communique largement en arrière avec la cavité interne de l'ovipositeur dont l'apophyse transverse, *at*, délimite l'entrée.

Avant d'aborder l'étude détaillée de ces diverses régions et celle des organes qu'on y rencontre, il est nécessaire de faire une remarque intéressant à la fois la technique et l'anatomie.

Afin de réduire les difficultés provenant de la présence de la chitine, il a fallu recourir pour les coupes d'ensemble à des Insectes venant de muer et dont les téguments n'avaient pas encore atteint, par conséquent, leur épaisseur définitive.

La comparaison des résultats ainsi obtenus avec ceux que fournissent les coupes pratiquées chez les individus âgés, montre, dans l'un et l'autre cas, une similitude parfaite quant à la disposition des organes, leurs rapports réciproques, leur forme extérieure, voire même leur structure histologique. Tout au plus faut-il faire quelques réserves au sujet de la force des apophyses, de la puissance des muscles et de la structure spécialement délicate des organes sécréteurs ; mais sur ces divers points il est aisé d'emprunter à des Insectes complètement développés les détails complémentaires.

a) *Plaque sous-génitale.* — La plaque sous-génitale, qui forme le plancher de la chambre périvulvaire, est d'ordinaire considérée comme une dépendance du huitième sternite ; peut-être y a-t-il lieu de faire à ce propos quelques remarques. Nul au moment de l'éclosion, alors que, chez la plupart des Locustiens, les gonapophyses sont déjà bien visibles, l'organe en question se développe peu à peu et finit par recouvrir la base des valvules inférieures de l'ovipositeur. Cette croissance ne rappelle en rien celle d'un appendice ordinaire ; il suffit pour s'en convaincre de jeter les yeux sur la FIG. **25**. Une coupe sagittale pratiquée dans le corps d'une larve sur le point de subir sa deuxième mue (1), révèle l'existence à ce stade d'une

(1) Le dépouillement de la membrane amniotique n'est point compris dans le nombre des mues ; il en sera ainsi dans tout le cours de ce travail.

plaque sous-génitale, *ps*, à peine ébauchée et laissant béante, sous la vieille dépouille, *d*, une chambre périvulvaire encore virtuelle, *cpv*.

L'absence totale de plis transversaux sur la face interne de la plaque prouve que c'est la face externe, c'est-à-dire, en fin de compte, la surface externe du huitième sternite, qui contribuera surtout, en se déployant, à l'allongement de l'organe.

A peine bilobée chez la jeune larve du *Locusta viridissima*, la plaque sous-génitale porte chez l'adulte une profonde échancrure médiane. On sait la place importante que tient en systématique le contour si varié du bord postérieur de cette formation; au point de vue qui nous occupe, l'étude de ces détails n'a qu'un intérêt médiocre.

La structure elle-même de l'organe n'offre aucune particularité saillante. A tous les niveaux, FIG. **9**, **10**, **24**, **31**, *ps*, on retrouve l'hypoderme banal limitant une lacune sanguine, *l*, où flottent de rares trachées, *tr*. Dans l'épaisseur des parois, çà et là, sont logées quelques glandes dont le canal excréteur vient s'ouvrir à la surface; il en sera fait mention dans l'étude de la paroi dorsale de la chambre. Le point le plus intéressant à étudier est la part que prend la plaque sous-génitale à la formation de l'oviducte commun.

b) *Oviducte commun et glandes annexes.* — On désigne sous le nom d'oviducte commun la portion du tube conducteur comprise entre le point de jonction des deux oviductes et leur débouché dans la chambre périvulvaire; comme on le verra dans la suite, ce terme est impropre pour un bon nombre de Locustiens.

On a signalé dans la FIG. **2**, la présence de deux vésicules sphériques, *go*, sur la face dorsale des oviductes, à quelque distance de leur réunion apparente. La situation de la sphérule droite, *go*, dans la FIG. **1**, semble bien indiquer que cet organe appartient à la région monotubulaire de l'oviducte; or il n'en est rien.

La FIG. **3** donne la véritable structure de l'oviducte commun à ce niveau. Elle met sous les yeux le dessin d'une coupe transversale de l'abdomen intéressant le débouché de l'une des glandes, *go*. Séparés de la paroi ventrale par quelques ramifications trachéennes, *tr*, et des lobes de tissu adipeux, les oviductes, *od*, ont brusquement quitté la direction longitudinale pour gagner à angle droit la ligne médioventrale; cette dernière partie de leur trajet est donc à peu près tout entière dans le dessin. Même à ce faible grossissement, une différence très nette sépare, au point de vue histologique les oviductes latéraux de la formation médiane.

Fortement serrées jusqu'ici les unes contre les autres et groupées en papilles faisant saillie dans la lumière des oviductes, *od*, les cellules épithéliales perdent ces caractères au centre de la figure, et cette transition brusque d'une structure à l'autre permet d'attribuer aux deux régions considérées, sinon une origine distincte, du moins une délimitation précise.

On s'attendrait donc à voir commencer ici la portion monotubulaire de l'oviducte commun ; le confluent des deux canaux se fait en réalité beaucoup plus loin, FIG. 1, *oc*.

La FIG. 4 représente le dessin d'une coupe transversale passant précisément par le point de leur jonction. Une cloison, *c*, sépare bien encore les deux cavités tubulaires, mais en suivant attentivement les contours de l'intima qui tapisse les parois du double conduit, on remarque, vers le tiers inférieur du feuillet de séparation, une solution de continuité dans les cellules de l'hypoderme ; la cloison va disparaître et mettre en communication les deux tubes pour former cette fois un canal unique, l'oviducte commun proprement dit.

En étudiant sur la FIG. 1, le trajet parcouru par ce conduit impair, on voit qu'à peine constitué, il se soude par le bord supérieur avec le plafond de la chambre périvulvaire ; au point où se fait l'union des deux éléments commence la vulve.

La coupe représentée par la FIG. 5 a été faite à ce niveau. Si la paroi dorsale de l'oviducte tient encore au plafond de la chambre périvulvaire, la séparation des deux éléments est sur le point de se faire, et quelques millièmes de millimètre plus loin, on verrait l'oviducte s'ouvrir à sa partie supérieure pour constituer la vulve.

La vulve, en coupe transversale, FIG. 9, *v*, a l'aspect d'un Y, qu'un pédicule relativement grêle fixe au plancher de la chambre périvulvaire. Au niveau du débouché de la spermathèque, FIG. 9, les lèvres vulvaires sont élevées, mais leur hauteur diminue rapidement, en même temps que le fond de la gouttière se rapproche de la face interne de la plaque sous-génitale. Brusquement tout contact cesse dans les coupes entre les deux formations et l'on est étonné de ne plus trouver aucun vestige de la vulve au point où la plaque se détache de l'abdomen, FIG. 10, *ps*, et 1 *ps*.

Il existe donc chez le *Locusta viridissima* trois régions dans ce que l'on a coutume d'appeler l'oviducte commun : une première région constituée par deux canaux accolés, une seconde formée d'un tube simple, une troisième largement ouverte du côté dorsal et fortement inclinée d'arrière en avant que l'on appelle la vulve.

Connaissant l'épaisseur et le nombre des coupes pratiquées dans cet organe, il est aisé d'indiquer la longueur relative de ses différentes parties. Les chiffres relevés sont les suivants : 456 μ pour la première région, 722 pour la partie monotubulaire, 540 pour la vulve en ne tenant point compte de la portion flottante des lèvres vulvaires. Il y aura intérêt tout à l'heure à comparer ces mesures à celles que fournissent les autres Locustiens; voici auparavant quelques détails concernant la structure de l'oviducte commun du *Locusta viridissima*.

A l'endroit où s'opère la jonction des deux oviductes, FIG. 3, on note l'apparition de fibres musculaires, *fm*; elles sont appelées à jouer un rôle important dans la région moyenne de l'oviducte commun, autour duquel elles vont former un véritable manchon, le sphincter oviductal. Celui-ci se compose, à l'intérieur, de fibres longitudinales, à l'extérieur de fibres circulaires; les premières dominent dans la partie monotubulaire. les secondes atteignent leur maximum de puissance à une faible distance en arrière du point de réunion des deux oviductes.

Ces différences de structure sont indiquées par les FIG. 4 et 5. La FIG. 5 donne une idée de la musculature, *tm*, de la portion monotubulaire; la FIG. 4 représente celle de la région moyenne. Un dernier dessin, FIG. 6, emprunté à la portion antérieure de l'organe étudié, achèvera de le faire connaître. Les coupes transversales laissent voir, à la périphérie la couche des fibres circulaires, *fc*, reposant sur un tissu adipeux assez abondant *ta*, au milieu duquel sont éparses quelques fibres musculaires longitudinales, *fl*. Contre l'épithélium on découvre une troisième série de fibres à direction variable, *fo*, qui, vu leur faiblesse, semblent bien n'avoir d'autre rôle que d'assurer la contractilité de la cuticule interne. Celle-ci est élaborée par une seule assise de cellules épithéliales, *e*, formant une sorte de syncytium; le plateau cuticulaire lui-même est parsemé de dents chitineuses, *d*, sans intérêt spécial.

Telles sont les grandes lignes de l'anatomie de l'oviducte du *Locusta viridissima*; une revision rapide des autres tribus de Locustiens permettra de compléter la description de l'organe.

Les *Phanéroptérides* (1) offrent une première variante relative à la con-

(1) S'il est fait usage presque à chaque page de ce travail, des noms employés en systématique pour désigner les différentes tribus de Locustiens, c'est uniquement dans l'intérêt de la clarté de l'exposition; les détails recueillis ne concernent en réalité qu'un petit nombre d'espèces. Afin de couper court à tout essai de généralisation trop hâtive, les espèces étudiées dans chaque tribu sont expressément nommées

stitution de l'oviducte. Chez le *Leptophyes punctatissima*, par exemple, la portion double du canal ne mesure que 135 μ; la portion simple est au contraire très longue (801 μ). De plus la tunique musculaire, bien développée dans la région antérieure, est surtout constituée de fibres circulaires. La vulve est à peine surélevée au-dessus du plancher de la chambre périvulvaire; on la dirait plutôt creusée dans l'épaisseur de la plaque sous génitale dont elle atteint même le bord postérieur, FIG. 13, *v*. Ces dispositions s'observent également chez le *Barbitistes Fischeri* et l'*Odontura spinulicauda*.

Ce qui précède s'applique, à quelques détails près, à la tribu des *Méconémides*. L'oviducte commun du *Meconema varium* est unitubulé sur presque toute sa longueur et mesure 623 μ, chez l'imago venant de muer. Comme chez les *Phanéroptérides*, la vulve est une longue fente pratiquée dans le plancher de la chambre périvulvaire, mais qui disparait sans laisser de traces bien avant d'atteindre l'extrémité de la plaque sous-génitale.

D'après PEYTOUREAU (95) les *Mécopodides* posséderaient une disposition anatomique tout à fait spéciale. L'oviducte du *Platyphyllum giganteum* (= *Pseudophyllanax imperialis* MONT.) s'ouvrirait entre le huitième et le neuvième sternite, au niveau de l'apophyse transverse, s'il faut en croire la fig. 3, de la planche VI du mémoire indiqué. L'absence de matériel frais rend délicate la discussion des données de l'auteur; l'examen des pièces traitées par la potasse permet cependant d'affirmer que sur le point controversé l'espèce désignée est entièrement conforme au type *Locusta* (1).

L'organe des *Conocéphalides* mérite une attention spéciale à cause de la longueur de l'œuf de la plupart des Insectes composant cette tribu. Chez le *Xiphidium dorsale* entre autres, la partie de l'oviducte commun formée par l'accolement des conduits est très courte, tandis que la partie postérieure à cavité unique atteint 720 μ de longueur. La musculature destinée à assurer la progression de l'œuf se compose surtout de fibres circulaires formant au-dessous de la bifurcation des oviductes un véritable sphincter d'une longueur de 190 μ. Dans sa portion distale, par contre, les parois de l'oviducte commun sont à peine renforcées, au moins du côté dorsal; mais

(1) En reprenant les observations de PEYTOUREAU sur des pièces préparées à la potasse comme les siennes, on constate l'existence d'un orifice ovalaire contigu à l'apophyse transverse; il semble bien que c'est cet orifice que PEYTOUREAU désigne par la lettre *o* dans la fig. 3 de sa Planche VI. Il n'est pas inutile de faire remarquer que le débouché de la spermathèque, si visible chez une espèce de la taille du *Pseudophyllanax imperialis*, est situé en avant de cette fausse ouverture et que la particularité anatomique signalée rendrait, si elle existait, le phénomène de la fécondation à peu près impossible.

une bride musculaire puissante réunit à cet endroit les deux bords latéraux du sternite, et son action, combinée avec celle des fibres tangentielles qui recouvrent la face ventrale de l'organe, remplace efficacement la contraction du manchon musculaire absent. La vulve, dans les coupes transversales, se détache nettement du plancher de la chambre et sa disposition est intermédiaire entre celle que l'on observe chez les *Locustides* et celle des *Phanéroptérides*.

Chez le *Platycleis brachyptera*, *Decticide*, les différentes régions de l'oviducte commun ont des dimensions exceptionnelles. La partie antérieure, formée de deux canaux atteint 588 μ de longueur, la partie postérieure ne compte plus que 154 μ.

Une disposition analogue caractérise l'organe de certains *Gryllacrides*. L'oviducte commun du *Gryllacris Artinii* est en grande partie constitué de deux tubes accolés offrant cette particularité de posséder dans leur région antérieure une tunique musculaire distincte. Les deux sphincters, d'ailleurs assez puissants, se soudent ensuite pour former un manchon unique autour de la portion moyenne de l'oviducte.

Il n'en va pas de même pour le *Troglophilus neglectus*, un des représentants de la tribu des *Sténopelmatides*. La FIG. **15** contient une coupe sagittale de l'organe en question, *oc*. L'oviducte commun est de longueur moyenne et, selon toute apparence, unitubulé. Il est entouré, en avant, d'un anneau musculaire bien développé, *tm*, et se prolonge en arrière jusqu'au milieu de la plaque sous-génitale, *ps*. Là s'ouvre la vulve, *v*, dont l'entrée, presque verticale, est de plus largement béante au lieu d'être resserrée en gouttière comme chez d'autres Locustiens. Quant à l'*Oryctopus Bolivari*, on peut dire qu'il ne possède pas d'oviducte commun; les bords antérieurs des deux oviductes sont seuls fusionnés et chacun des conduits s'ouvre séparément dans une chambre périvulvaire très simple.

Si l'on voulait tirer dès à présent quelques conclusions de ce qui précède, elles se résumeraient de la façon suivante : quoi qu'il en soit de l'âge de l'Insecte, du degré plus ou moins grand de contraction d'organes essentiellement mobiles et déformables, il faut reconnaître que : 1° l'oviducte commun est chez bon nombre de Locustiens composé de deux régions : une région antérieure formée de deux conduits accolés, et une région postérieure à cavité unique; la longueur totale de cet organe, même chez les grandes espèces, n'atteint pas deux millimètres; 2° si « l'oviducte commun » se termine dans la chambre périvulvaire à l'endroit où s'ouvre la vulve, la spermathèque est tout à fait indépendante de l'oviducte commun; il y a donc lieu

de cesser de décrire l'oviducte commun des Locustiens comme un long tube à cavité unique et dans la paroi dorsale duquel s'implante le canal excréteur de la spermathèque (BERLESE, FÉNARD, etc....).

*Glandes annexes de l'« oviducte commun ».*

FÉNARD (96) a signalé chez les Acridiens un appendice glandulaire annexé aux calices ovariques, auquel il a donné le nom de « boyau calicial ». La FIG. 2, *ov*, montre qu'il n'existe point d'organe de ce genre chez le *Locusta viridissima;* mais on y remarque, à la base des oviductes, deux formations sphériques, *go*, que tout porte à considérer comme des glandes annexes de l'oviducte commun.

L'histoire de ces glandes est assez curieuse. Elles font leur apparition chez le sub-imago et sont parfaitement développées et turgescentes chez l'adulte au moment de la mue. Quelques semaines plus tard elles sont vides et réduites à l'état de minces vésicules dont les parois blanchâtres sont affaissées et dépourvues, semble-t-il, de toute fonction sécrétrice. C'est en partie pour les représenter dans leur état de parfait développement que la FIG. 2, a été empruntée à un jeune imago.

La présence de deux glandes n'est pourtant pas la règle générale; assez souvent il n'en existe qu'une plus ou moins rapprochée de la ligne médiane. Tel est le cas dessiné dans la FIG. 3; la coupe passe par l'axe de l'unique vésicule, *go*, et en montre le débouché dans l'oviducte commun, *oc*. Ce dessin, fait à un grossissement relativement faible, permet déjà de comparer la structure de la glande à celle de l'oviducte commun et à celle des oviductes pairs; la FIG. 7 fera connaître la constitution intime de l'organe.

On y voit, dessinées au même grossissement, deux portions de coupes transversales pratiquées, la première, *A*, dans une glande jeune, la seconde, *B*, dans une glande âgée, trois semaines environ après la dernière mue de l'Insecte.

De part et d'autre la structure est des plus simples. Elle se réduit à une assise de cellules épithéliales reposant sur une basale qu'enlacent à l'extérieur des fibres musculaires, *fm*, isolées et localisées dans la partie inférieure de la glande. L'absence de tunique musculaire développée fait de cette formation un organe nettement distinct de l'oviducte latéral; sa cuticule mince et dépourvue de dents la différencie de l'oviducte commun.

L'existence d'un coagulum à l'intérieur de la vésicule et, plus encore, l'aspect caractéristique de son épithélium, permettent de lui attribuer une

fonction glandulaire. Au moment de la mue, la cellule épithéliale possède un noyau volumineux et un cytoplasme richement vacuolisé; c'est la période d'activité sécrétrice, FIG. 7, *A*, *e*. L'hématoxyline ferrique, si précieuse pour la coloration des canalicules des glandes monocellulaires, ne révèle pas leur présence ici; l'existence d'une seule assise de cellules suffirait d'ailleurs à prouver qu'ils n'existent pas. Le contenu des vacuoles gagne probablement la lumière acineuse en filtrant à travers l'intima. Dépourvu de cellules de remplacement, l'épithélium est bien vite épuisé et la cellule ne se régénère pas. Au bout de quelque temps, un mois environ, le réticulum cytoplasmique que dilataient les produits de sécrétion, resserre ses trabécules, le noyau de la cellule se contracte légèrement et le tissu, désormais sans fonction, prend l'aspect d'un épithélium banal à cytoplasme fibrillaire, FIG. 7, *B*, *e*.

Les glandes annexes de l'oviducte commun existent chez les *Hétrodides (Pycnogaster Graellsi* et *Pycnogaster Bolivari)* où elles affectent la même disposition que chez le *Locusta viridissima*; mais elles font défaut partout ailleurs (1).

Toutefois, si la plupart des Locustiens ne possèdent pas d'éléments glandulaires visibles à l'extérieur, il n'est pas rare de rencontrer chez quelques-uns d'entre eux, enfouis sous le réseau de fibres musculaires qui entoure la base des oviductes, des cæcums ou même des portions de conduits dont la structure rappelle bien celle des organes absents.

La simple dissection montre chez le *Conocephalus mandibularis*, à l'endroit même de la bifurcation des oviductes, deux régions de ce genre; elles sont transparentes et forment le trait d'union entre l'oviducte commun et les deux canaux oviductaux.

Ces derniers, très fortement coudés près de leur base chez le *Leptophyes punctatissima*, présentent à ce niveau un pli vertical dont l'anse semble bien jouer le rôle d'une glande annexe. L'épithélium a tous les caractères de celui du *Locusta viridissima*, mais l'intima est ici plus différenciée. La mince cuticule, examinée au moment de la mue, semble renforcée sur sa face interne d'épaississements chitinisés affectant la forme de points ou de

(1) Voici la liste des espèces soumises à l'observation : PHANÉROPTÉRIDES : *Odontura spinulicauda, Phaneroptera quadripunctata, Tylopsis liliifolia, Leptophyes punctatissima*. — MÉCONÉMIDES : *Meconema varium*. — CONOCÉPHALIDES : *Conocephalus mandibularis, Oxystethus pulcher, Xiphidium dorsale*. — DECTICIDES : *Thamnotrizon cinereus, Decticus verrucivorus, Thyrconotus corsicus, Anterastes Raymondi*. — EPHIPPIGÉRIDES : *Ephippigera areolaria*. — STÉNOPELMATIDES : *Troglophilus neglectus, Dolichopoda Linderi, Oryctopus Bolivari*.

taches qui permettent de distinguer facilement la région glandulaire des tissus voisins. Ces ponctuations, petites, irrégulières, seraient aisément prises pour des produits d'excrétion cellulaire, si on les rencontrait aussi dans le cytoplasme. L'hématoxyline acide, combinée avec le Congo, les colore, comme l'intima, en rouge lie de vin. Le *Platycleis brachyptera*, enfin, offre à l'endroit indiqué deux cæcums, dont les parois cependant sont accolées au moment de la mue et ne présentent aucun indice de sécrétion.

Il est difficile de se prononcer sur l'origine des glandes annexes de l'oviducte commun. Seule, une étude embryologique approfondie permettrait de résoudre le problème. N'était la présence assez fréquente d'une vésicule impaire, on serait tenté de leur chercher un lien anatomique avec l'ampoule primitive de nature ectodermique qui accompagne, chez l'embryon, les oviductes dans leur migration vers l'intérieur du corps.

c) *Spermathèque et régions voisines.* — Il a été dit plus haut, dans la description de la FIG. 1, que la chambre périvulvaire était recouverte d'une membrane formant plafond et dont les contours chez le *Locusta viridissima*, donnaient à l'ensemble un aspect cordiforme.

Une section transversale de la région antérieure de cette formation, FIG. 4, révèle l'existence à droite et à gauche de l'oviducte commun, *oc*, de deux diverticules, *da*, dont les parois, plissées à ce stade, sont susceptibles d'une extension considérable. A l'extrémité proximale de ces deux sacs et sur leur feuillet dorsal s'insèrent les brides musculaires signalées plus haut, FIG. 2, $o$, $\pi$, qui les rattachent soit au septième sternite, $o$, soit à l'ovaire, $\pi$.

La membrane à ce niveau comprend, chez l'adulte fixé après la mue, un épithélium cylindrique revêtu d'une cuticule d'épaisseur moyenne (1). Chaque élément cellulaire détermine, par son activité chitinogène, la for-

(1) Il y a lieu de signaler au passage une anomalie de structure présentée parfois par l'hypoderme de cette région. Il n'est pas rare de rencontrer chez les individus âgés une solution de continuité entre les cellules hypodermiques et la chitine qui en dérive. Le décollement de la cuticule provoqué par la rétraction du cytoplasme est un fait trop banal pour mériter qu'on s'y arrête et, inutile de le dire, le cas en question est tout autre. Il s'agit vraisemblablement d'une dégénérescence cellulaire entraînant une perturbation notable dans le processus de l'élaboration de la cuticule.

La couche de chitine homogène est séparée de la surface de l'épithélium par un réseau très lâche dont les éléments principaux sont orientés suivant le grand axe des cellules épithéliales, celles-ci conservant d'ailleurs leur hauteur et leur structure normales. L'étendue du phénomène à toute la surface de la chambre périvulvaire écarte naturellement l'idée d'un accident technique.

Les parois de la cloison médiane de l'oviducte commun offrent parfois la même particularité.

mation d'un champ polygonal dont la surface externe est piquetée et porte sur l'un de ses côtés un peigne de sept à dix dents très obliques qui s'étendent au-dessus du polygone voisin.

Dans les plis de la membrane on trouve, enchassées dans l'hypoderme, des formations glandulaires isolées ou groupées et comprenant chacune trois ou quatre noyaux, FIG. 8.

Le noyau de la cellule sécrétrice, *ns*, est reconnaissable à sa position excentrique, à son volume plus considérable et surtout à la présence d'un nucléole de forme irrégulière que l'hématoxyline acide colore en rouge bleuâtre. Le cytoplasme abondant et dense qui entoure ce noyau est creusé de vacuoles, *v*, au voisinage desquelles s'ouvre une petite vésicule communiquant avec l'extérieur par un canal sinueux et très long, *c*.

Sur le trajet du canal excréteur, on voit deux autres noyaux, *n* (1); leur forme contournée, leur présence au milieu du peloton formé par le canalicule sont autant de caractères qui les rapprochent des noyaux trachéolaires et inclinent naturellement à les considérer comme les éléments formateurs du conduit glandulaire.

Il semble difficile, en effet, d'admettre que ce dernier soit, comme on le croit d'ordinaire, le résultat d'une invagination cuticulaire produite par la cellule sécrétrice seule. La présence des noyaux accessoires est trop constante et le canalicule trop long pour qu'il puisse en être ainsi. L'idée qui se présente naturellement à l'esprit est celle d'une élaboration du canalicule faite en commun par les noyaux accessoires au sein du cytoplasme environnant. On trouve un processus analogue dans l'édification des trachéoles au sein d'une cellule trachéolaire.

Le diamètre du tube excréteur est variable. Il présente une légère augmentation dans sa partie la plus proche de l'extérieur; il devient ensuite régulier jusqu'au voisinage de la vésicule terminale; cette dernière communique avec le cytoplasme cellulaire par un pore visible même à l'aide d'un grossissement faible (2).

A part quelques détails nouveaux concernant la structure, cette description ne fait que rappeler l'organisation déjà connue des glandes mono-

(1) Dans une coupe précédente se trouvait un quatrième noyau; il se superposerait dans le dessin au noyau sécréteur

(2) L'existence d'un pore visible est peu conciliable avec l'opinion de certains auteurs touchant la sécrétion chez les Insectes, opinion d'après laquelle toute sécrétion serait nécessairement accompagnée d'un phénomène d'osmose à travers la cuticule

cellulaires maintes fois signalées chez les Insectes et en particulier chez les Orthoptères.

La distribution des éléments glandulaires à la surface des téguments leur état de développement au moment des mues ont peut-être moins souvent attiré l'attention.

La présence de glandes dans les parois d'une cavité destinée à emmagasiner provisoirement le sperme au moment de la pariade et où se fait la fécondation de l'œuf, n'a rien qui surprenne; les glandes hypodermiques sont de fait disséminées un peu dans toutes les régions de la chambre périvulvaire et le dessin que représente la FIG. **8** est emprunté à une coupe de sa paroi dorsale faite au niveau du débouché de la spermathèque.

S'il est vrai que la cavité en question doive son origine à une invagination initiale des téguments externes, on doit s'attendre à retrouver des éléments glandulaires du même genre en plus ou moins grand nombre, sur toute la surface du corps. Or, cette hypothèse est pleinement vérifiée. La méthode de coloration adoptée (1) décèle la présence des canalicules dans tout l'hypoderme, quelle que soit la région des téguments considérée. Bien plus, il n'est pas jusqu'aux apophyses les plus robustes dont l'énorme cuticule ne soit traversée par des canaux excréteurs et l'on verra plus loin que chez certains Insectes tels que le *Conocephalus mandibularis*, le *Troglophilus neglectus*, il existe, dans l'intérieur des valvules elles-mêmes de l'ovipositeur, un véritable tissu glandulaire en communication avec l'extérieur par un nombre considérable de canalicules.

On comprend quel intérêt présente au point de vue physiologique la question du rôle joué dans l'organisme de l'Insecte par les glandes hypodermiques. Il est un fait que dès le moment de la mue, celles ci sont aptes à fonctionner; la FIG. **8** le prouve. Dans quelques jours la cuticule aura doublé ou triplé d'épaisseur, emprisonnant ainsi dans ses strates successives la base du canalicule; de cylindrique qu'il était, l'épithélium deviendra cubique ou même pavimenteux; la glande elle-même cependant n'aura point changé d'aspect.

(1) Il est assez difficile de mettre en évidence le canal excréteur des glandes hypodermiques par les colorants ordinaires. L'hématoxyline ferrique, qui donne d'assez bons résultats, à l'inconvénient d'empâter la chitine et spécialement la chitine molle qui recouvre l'épithélium des régions étudiées De plus, quand le canalicule atteint une certaine longueur, sa dégradation par l'alun ferrique est inégale; les anses superficielles sont complètement dépouillées alors que les parties profondes sont encore intensément colorées. L'hématoxyline acide d'EHRLICH combinée avec l'indigo picrique ou le vert Lumière, fournit dans certains cas des résultats excellents.

Mais s'il en est ainsi, rien ne s'oppose à ce que ces éléments aient une part active dans le mécanisme de la mue, et il est permis de se demander s'il n'y a pas lieu de les considérer comme des glandes ecdysiales. L'apparition de glandes nouvelles à chaque mue et la formation des nouveaux canalicules aux dépens de la jeune cuticule sous l'ancienne, semblent confirmer cette opinion (1).

D'autre part, on sait que le corps des Insectes est fréquemment enduit d'une sécrétion qui, chez les Locustiens en particulier, peut perler à la surface des téguments comme le ferait une véritable sueur et il faut à l'insecte un long bain de soleil pour éliminer l'excès d'eau contenu dans ce liquide (2).

Cette sécrétion est-elle le produit des glandes hypodermiques? La supposition parait vraisemblable; mais, il faut le remarquer, ce second rôle possible n'est pas incompatible avec le premier. On rappellera, dans le paragraphe consacré à l'étude des stades larvaires, une observation qui tendrait plutôt à établir entre les deux phénomènes une relation intime.

Une dernière question se pose au sujet des glandes hypodermiques : ne fourniraient-elles pas à l'organisme un moyen de défense en le débarrassant des produits inutiles ou nocifs? ne fonctionneraient-elles pas comme

(1) Il existe une diversité d'avis assez grande sur le rôle joué par les cellules hypodermiques dans le clivage de la cuticule au moment de la mue. VERSON et BISSON (91), étudiant ce phénomène chez le ver à soie, attribuent la séparation de la vieille cuticule d'avec la nouvelle à l'infiltration d'un liquide sécrété par des cellules spéciales auxquelles ils ont donné le nom de *cellules hypostigmatiques*. PANTEL (98), qui a pu suivre le processus du clivage sur la larve du *Thrixion Halidayanum*, est amené, par une série d'observations très précises, à une conclusion différente : « Le décollement de la vieille cuticule, préparé lentement à la fin de chaque stade larvaire, par la formation d'une couche molle intercuticulaire, est donc réalisé hydrauliquement par la pression d'un liquide particulier sécrété en temps opportun par les cellules hypodermiques » (l. c., p. 2). Ce produit de sécrétion ne serait, d'après l'auteur, que l'excès de liquide enchylémateux dont est gorgé l'hypoderme au moment de la mue et qui filtrerait à travers la cuticule jeune et encore perméable. Il semble difficile d'admettre cette seconde explication pour le cas spécial des Locustiens; même à l'époque de la mue, la nouvelle cuticule est bien épaisse pour se prêter à un phénomène d'osmose. D'autre part, on l'a vu, rien ne s'oppose au fonctionnement des glandes jeunes dont les canalicules débouchent dans les plis formés par la nouvelle chitine. En tout cas, s'il n'est pas permis de conclure des observations personnelles qui précèdent, au rôle des glandes hypodermiques dans le clivage à proprement parler, il semble du moins bien difficile de leur refuser toute part active dans le dépouillement qui en est la conséquence; la dépouille fraîche est enduite d'un liquide visqueux auquel il faut bien chercher une origine.

(2) L'examen microscopique de cette sécrétion y révèle l'existence d'une flore bactérienne. Les Locustiens par l'intermédiaire du revêtement visqueux de leur corps pourraient donc transporter des germes et propager ainsi certaines maladies végétales. Cette remarque est suggérée par la lecture des travaux de MERCIER et de GAIN sur la propagation de l'ergot des graminées par les Insectes (C. R. Soc. Biol., Nancy, 1911, t. LXX, et 1912, t. LXXII).

appareil excréteur? Les injections physiologiques, celles de carmin soluble en particulier, apportent quelques éclaircissements sur ce point. En prenant la précaution d'injecter une dose assez forte pour charger tous les organes susceptibles d'éliminer le colorant, on constate que le cytoplasme des cellules glandulaires demeure absolument incolore; tout le carmin est pris par les cellules péricardiales et les cellules adipeuses.

Il est inutile de faire remarquer que la structure précédemment décrite est bien différente de celle de l'oviducte commun; cette divergence atteint son maximum dans la partie moyenne de la chambre périvulvaire.

On peut s'en rendre compte en jetant les yeux sur la FIG. 1. Du bord supérieur de la vulve, *v*, à l'apophyse transverse, *at*, s'étend une membrane dont l'aspect varie avec le niveau considéré. D'abord très mince, elle s'épaissit bientôt pour dessiner un arc de cercle au centre duquel débouche la spermathèque, *sp*. Puis elle se relève pour gagner l'apophyse en se doublant sur le parcours d'un ensemble de tissus dont l'étude sera faite plus loin dans le détail.

Pour se former une idée précise de l'anatomie de ces régions, il est nécessaire de recourir aux coupes transversales de l'abdomen.

Les premières indications sont données par la FIG. 5, qui intéresse le point où se fait sur la ligne médiane la jonction des diverticules antérieurs, *da*, signalés plus haut. Au centre on aperçoit l'oviducte commun, *oc*, que l'on dirait creusé dans l'épaisseur d'une cloison; à droite et à gauche, deux cavités symétriques aux contours sinueux.

Ce qui frappe d'abord, c'est la présence, dans certaines portions de la membrane limitante interne, d'un épithélium cylindrique élevé recouvert d'une cuticule épaisse. Cet épithélium forme une des parois des valvules inférieures de l'ovipositeur, *vi*, dont l'extrémité antérieure vient se loger dans la chambre périvulvaire de chaque côté de l'oviducte commun; celui-ci est donc en réalité enserré sinon sur la totalité du moins sur la majeure partie de sa longueur entre les deux lames inférieures de l'ovipositeur.

Sur les parois latérales de la chambre périvulvaire et en contact avec la face externe des valvules, deux coussinets latéraux, *cl*, offrent une structure analogue à celle qui vient d'être décrite; ils représentent le bord antérieur d'un repli interne porté par la plaque sous-génitale au niveau de sa réunion avec l'abdomen.

A la jonction des deux coussinets avec le bord supérieur des valvules, sur les côtés du plafond de la chambre périvulvaire, s'insère un faisceau

musculaire pair. *o*, dont la FIG. **2**, *o*, montre l'attache antérieure; on devine dès maintenant le rôle que pourront jouer ces muscles dans les mouvements de la valvule inférieure.

Immédiatement derrière ces faisceaux et disposée dans le sens transversal, une autre paire de muscles unit la région médiane du plafond de la chambre aux parois de l'abdomen, FIG. **2**, *t*. Ils n'auraient aucun intérêt spécial s'ils n'étaient fixés au centre même de la membrane différenciée qui avoisine le débouché de la spermathèque et dont la coupe sagittale dessine précisément l'arc de cercle décrit ci-dessus, FIG. **1**

De fait, si l'on pratique une section transversale de l'abdomen à quelques millièmes de millimètre en arrière de leur point d'insertion centrale, il est presque impossible de ne pas couper longitudinalement une portion plus ou moins longue du conduit excréteur de la spermathèque.

La FIG. **9** donne le dessin de cette coupe. Les coussinets latéraux *cl*, se sont étendus et entre les deux valvules inférieures, *vi*, s'ouvre maintenant la vulve, *v*.

Au-dessus de cette dernière formation et la coiffant en quelque sorte, apparait une gouttière renversée, *c*, au fond de laquelle s'ouvre le conduit de la spermathèque, *cs*.

Il suffira de rapprocher de cette figure la FIG. **1**, pour se faire une idée de la forme affectée par cette pièce centrale. On ne saurait mieux la comparer qu'à une coupole légèrement inclinée d'avant en arrière et traversée à son sommet par un tube; la compression latérale exercée par les valvules inférieures et les tissus voisins en a rapproché les bords libres.

Avant d'entreprendre l'étude histologique de cette région, il est bon d'attirer de nouveau l'attention sur les rapports qui unissent le réceptacle séminal et la vulve.

La FIG. **9** prouve une fois de plus qu'au niveau du débouché de la spermathèque, l'oviducte commun est largement ouvert du côté dorsal. Il est donc peu conforme à la vérité de dire, comme le font couramment les auteurs (BERLESE, FÉNARD, etc.), que chez les Locustiens le conduit séminal s'ouvre dans la paroi dorsale de l'utérus. La particularité signalée par MONTI (02), chez le *Dolichopoda geniculata*, n'est pas une exception, mais bien, comme on le verra plus loin, la règle générale; la spermathèque débouche dans le plafond de la chambre périvulvaire au-dessus de la vulve.

Si l'on était tenté de faire de cette assertion une simple question de mot, on pourrait avec avantage se reporter à la FIG. **25**; elle est décisive

sur ce point. Au stade représenté dans le dessin, la séparation des deux organes est complète et il n'existe aucun lien anatomique entre l'invagination au fond de laquelle s'ouvre déjà l'oviducte et celle qui formera la spermathèque, *sp*.

L'étude histologique de la coupole sera brève. La membrane, à cet endroit, est constituée par un épithélium cylindrique élevé, revêtu d'une couche épaisse de chitine molle. Au milieu des cellules épithéliales sont épars de nombreux éléments glandulaires dont les canalicules longs et droits déversent les produits de sécrétion à l'intérieur de la chambre.

Pour passer de la structure de la coupole à celle du conduit de la spermathèque il n'y a aucun effort à faire; la FIG. **9** montre la continuité des tissus. Tout au plus faut-il signaler l'apparition, autour du canal séminal, d'une tunique musculaire composée de fibres circulaires à l'extérieur et longitudinales à l'intérieur.

La structure du réservoir lui-même a été décrite par FÉNARD et bon nombre d'autres auteurs. Les données de l'observation personnelle ne concordent pas toujours avec celles de ces devanciers; il semble que ces derniers n'ont pas attaché assez d'importance aux éléments de soutien si nombreux dans la paroi de la spermathèque du *Locusta viridissima* en particulier. L'hématoxyline ferrique les colore en noir intense et l'examen d'une coupe transversale les montre tendus entre les deux surfaces limitantes, enserrant comme dans un réseau les énormes vésicules collectrices des glandes monocellulaires.

Formée à l'origine d'éléments cellulaires semblables et, jusqu'au moment de la dernière mue, étroitement serrés les uns contre les autres, la paroi du réservoir séminal est, pour finir, constituée de deux sortes de cellules : les unes sont de nature glandulaire, les autres, refoulées et comprimées par suite de l'accroissement exagéré des premières, ont transformé leurs trabécules cytoplasmiques en fibrilles de soutien; le tout est recouvert à l'extérieur d'une tunique musculaire d'épaisseur moyenne (1).

(1) Le mécanisme de l'aspiration du sperme par la spermathèque soulève un problème qui jusqu'ici n'a pas reçu de solution satisfaisante. MARCHAL, inspiré par la découverte de stries musculaires dans les cellules épithéliales de la paroi de cet organe chez le *Vespa germanica*, a émis l'opinion que le sperme était aspiré chez cet hyménoptère par la contraction de l'épithélium; toute réduction dans la hauteur des cylindres épithélio-musculaires augmentant de fait la cavité du réceptacle.

Cette explication, assez indiquée dans le cas spécial de la guêpe, ne saurait valoir pour les Orthoptères appartenant à la famille des Locustiens. Non seulement les éléments contractiles font

La formation centrale que l'on vient de décrire est reliée aux extrémités latérales de la chambre périvulvaire par une membrane de structure désormais connue. Les glandes hypodermiques y semblent pourtant plus nombreuses que partout ailleurs; par contre, les peignes chitineux qui ornaient la face interne des diverticules antérieurs, font ici totalement défaut. Une paire de faisceaux musculaires s'insère sur le bord latéral du plafond de la chambre et va se fixer par l'autre bout sur la crête apophysaire du neuvième tergite, FIG. **2** et **9**, $\eta$.

Pour achever l'étude histologique de cette région, il reste à dire quelques mots des tissus qui séparent le bord distal de la coupole de l'apophyse transverse.

Soit une coupe, FIG. **10**, passant à quelques millièmes de millimètre du bord postérieur de la formation centrale. Le plafond de la chambre périvulvaire a repris sa structure normale. Il forme au centre de la figure une gouttière renversée dont les bords sont assujettis par des fibres musculaires croisées *fc*.

Si la plaque sous-génitale, *ps*, n'adhère plus à ce niveau à la paroi abdominale, l'anatomie des parties profondes demeure la même. Les éléments musculaires qui s'en détachent se fixent encore au même endroit, mais leur surface d'insertion fait désormais partie de la paroi externe des valvules inférieures. Les deux coussinets latéraux, *cl*, révélant cette fois leur véritable signification, apparaissent sous la forme d'ourlets portés par les bords libres de la plaque sous-génitale ; celle-ci ne présente plus trace de vulve.

Il n'a été question dans les pages précédentes que du *Locusta viridissima*: l'étude du plafond de la chambre périvulvaire et de ses dépendances chez les autres Locustiens permettra de relever plus d'une variante digne d'être notée.

Une première modification de la chambre périvulvaire est offerte par la tribu des *Phanéroptérides (Odontura spinulicauda, Leptophyes punctatissima)*. Les diverticules antérieurs y sont peu profonds et s'unissent de bonne heure sur la ligne médiane pour former un cul-de-sac unique, très large dans sa région moyenne et recouvrant l'oviducte commun, FIG. **11**, *da*. Ce

---

défaut dans la paroi de la spermathèque de ces Insectes, mais les fibrilles de soutien elles-mêmes manquent chez un bon nombre de tribus De plus il existe chez quelques espèces de Locustiens un réservoir à parois rigides annexé à la spermathèque proprement dite. La présence du sperme dans un organe de ce genre ne peut être expliquée que par le mouvement propre des spermatozoïdes.

dernier est donc isolé sur presque toute sa longueur de la paroi dorsale de la chambre dans laquelle débouche la spermathèque; on le dirait logé dans l'épaisseur du huitième sternite, FIG. **11**, *oc* (1).

De plus, l'appareil séminal, tout au moins celui du *Leptophyes punctatissima*, FIG. **12**, n'est pas construit sur le type commun. A un réservoir minuscule, *r*, fait suite un canal éjaculateur, $cs_1$, très court et sinueux, dont la portion terminale, qui seule est rectiligne, $cs_2$, se dilate subitement en un conduit de large calibre.

Les coupes menées suivant l'axe du tube ainsi dilaté, FIG. **13**, $cs_2$, n'ont pas d'autre intérêt que de mettre une fois encore en évidence les liens anatomiques unissant les parois du canal à celles du corps de l'Insecte. Il y a continuité de l'hypoderme, mais, comme sur la surface interne de la coupole spermathécale du *Locusta viridissima*, les canalicules glandulaires viennent s'ouvrir en grand nombre à l'intérieur du conduit séminal.

Enfin il n'est pas nécessaire de faire observer qu'au niveau intéressé, la chambre périvulvaire, FIG. **13**, *cpv*, communique largement avec l'extérieur. On a vu qu'il en était autrement chez le *Locusta viridissima*, FIG. **9**, *cpv*.

Quant au réservoir lui-même, il offre ici une particularité nouvelle concernant la structure. Au lieu de l'épithélium cylindrique étiré qui forme au moment de la mue la membrane vésiculaire des *Locustides*, FIG. **10**, *sp*, on trouve chez le *Leptophyes punctatissima* à la même époque, un épithélium cylindrique surbaissé, à limites cellulaires bien distinctes et à cytoplasme dense, FIG. **11**, *sp*. Point de canalicules glandulaires, mais seulement des enclaves intracytoplasmiques groupées au pôle inférieur de la cellule, au voisinage du noyau.

Parvenue à l'état définitif, la paroi épithéliale garde cet aspect; seule sa portion limitante interne subit une légère modification. Le cytoplasme devient fibrillaire dans la partie supérieure des cellules et se creuse de vacuoles orientées, comme les trabécules cytoplasmiques, perpendiculairement à la surface cuticulaire. Ces caractères sont connus; ils témoignent d'un mode de sécrétion fréquent chez les Insectes, mais exceptionnel cependant dans la spermathèque des Locustiens.

Toutes ces particularités s'effacent quand le réservoir est rempli de sperme, FIG. **14**; de cylindrique, l'épithélium devient cubique; il est bordé

(1) La coupe représentée par la FIG. **11** passe à 216 μ en arrière du point de bifurcation apparente des oviductes proprement dits.

d'une cuticule relativement épaisse et entouré d'une tunique musculaire assez lâche.

Par l'anatomie, le *Meconema varium* tient le milieu entre les *Locustides* et les *Phanéroptérides*. Les diverticules antérieurs y sont de profondeur moyenne et l'oviducte commun, ici encore, est isolé par un espace vide du plafond de la chambre périvulvaire.

La véritable particularité de l'appareil interne des *Méconémides* réside dans la structure de la paroi du réceptacle séminal.

Tout d'abord il existe, au moment de la dernière mue une ressemblance frappante entre l'image des coupes pratiquées dans la spermathèque du *Meconema varium* et celle que fournit la glande annexe impaire du *Locusta viridissima*. Ce rapprochement ne manque pas d'un certain intérêt. Comme on le verra plus loin, les *Méconémides* sont, avec quelques représentants isolés d'autres tribus, les rares Locustiens dépourvus de cette glande accessoire.

Dans la suite, cette ressemblance s'efface ; mais la paroi du réservoir séminal du *Meconema varium* conserve dans les coupes un aspect qui lui est propre. Les éléments de soutien, si rares déjà chez le *Leptophyes punctatissima*, font ici totalement défaut et, de fait, l'organe semble doué d'une plasticité illimitée. Recouverte d'une couche assez épaisse et continue de tissu adipeux, renforcée immédiatement d'un réseau de fibres musculaires entrecroisées, la membrane épithéliale est encore formée de deux sortes d'éléments cellulaires, mais superposés au lieu d'être juxtaposés. La cellule glandulaire, discoïde et large, est directement en contact avec la tunique musculaire ; un canalicule médiocrement long la relie à l'intima du réservoir. Son cytoplasme réticulé tranche nettement sur celui des cellules pariétales internes que l'on dirait strié dans un plan vertical ; mais son noyau se rapproche par la forme de celui de la cellule chitinogène.

Il est clair qu'une telle disposition entraîne une diminution dans le nombre des canalicules ; l'étendue de la surface sécrétante compense largement ce déficit.

Réduite à un minimum d'épaisseur quand elle est dilatée par le sperme, la membrane épithéliale forme au contraire de nombreux plis à l'intérieur de l'organe vide et ces sortes de papilles lui donnent encore une ressemblance de plus avec la glande annexe du *Locusta viridissima*.

Au moment de la mue, les parois de la spermathèque des *Méconémides* ne sont point accolées comme celles du réceptacle des *Locustides*; la présence d'un coagulum y révèle une activité glandulaire précoce.

Dans aucune tribu le diverticule antérieur unique signalé dans l'étude de la chambre périvulvaire des *Phanéroptérides* n'atteint une longueur comparable à celle qu'il possède chez les *Conocéphalides*.

Chez le *Xiphidium dorsale* il s'étend au-delà de la bifurcation des oviductes et recouvre donc entièrement l'oviducte commun. Cette particularité anatomique a pour conséquence d'engager le cul-de-sac diverticulaire sous la bride musculaire qui unit à ce niveau les deux parois latérales de l'abdomen et qui, on l'a dit, est particulièrement développée chez le Xiphidion.

Le *Conocephalus mandibularis* attire en outre l'attention par le volume considérable des glandes monocellulaires de sa spermathèque. Dans les coupes transversales de la paroi de l'organe, les énormes vésicules collectrices sont presque contiguës. Elles sont surmontées d'un noyau aplati qui les coiffe à la manière d'un disque germinatif; un canalicule rectiligne et de gros calibre déverse leur contenu à l'extérieur.

Le fait méritait d'être signalé, car il est connexe avec l'état rudimentaire de la glande accessoire chez les *Conocéphalides*.

Les *Sagides (Saga serrata)*, les *Decticides (Platycleis brachyptera)*, les *Ephippigérides (Ephippigera vitium, Platystolus surcularius)*, les *Hétrodides (Pycnogaster Graellsi)*, ne s'écartent guère du type *Locusta;* il n'en sera point fait de mention spéciale.

Tout autre est l'importance des caractères relevés chez les *Gryllacrides;* malheureusement l'insuffisance d'un matériel aussi rare ne permet pas de donner sur cette tribu autre chose que des indications. La chambre périvulvaire du *Gryllacris Artinii* est un sac bifide à sa partie antérieure; les diverticules ainsi formés sont d'ailleurs étroits et courts. Dans la paroi dorsale de cette cavité débouche une spermathèque qui rappelle par plus d'un caractère celle des Grilloniens.

L'organe est réniforme et muni d'un long tube excréteur pelotonné sur lui-même qui, déployé, mesure environ trois centimètres. De plus l'intima du réservoir n'est pas lisse, mais hérissée de dents nombreuses et saillantes.

*Dolichopoda Linderi*, *Troglophilus neglectus* et *Oryctopus Bolivari*, choisis comme représentants des *Sténopelmatides*, ont également un appareil séminal assez différent du type commun.

Monti (02), qui a décrit la spermathèque - piriforme et unique - du *Dolichopoda geniculata* (= *D. Linderi* Duf.), n'a pas signalé le mode spécial d'insertion de l'organe sur la paroi de la chambre périvulvaire. C'est

par une fente longitudinale antéro-postérieure que le contenu de la spermathèque se déverse à l'extérieur. Le tube excréteur est si court que l'on croirait aisément le réservoir sessile, n'était la présence d'un anneau musculaire très développé immédiatement au-dessus de la fente de sortie.

La FIG. 15 représente une coupe sagittale de l'extrémité abdominale d'un *Troglophilus neglectus* adulte ; le contour des valvules inférieure et supérieure droites, qui ne pouvaient être intéressées par le rasoir, est indiqué par un trait pointillé et la partie supérieure de la coupe a été à dessein négligée.

L'oviducte commun du *Troglophilus neglectus* a été décrit plus haut. Comme le montre le dessin, le tube à cavité unique, *oc*, qui le constitue, se prolonge en arrière jusqu'au milieu de la plaque sous-génitale, *ps*. Ici encore l'oviducte commun est donc bien distinct de la chambre périvulvaire dont le diverticule antérieur, *da*, se prolonge en avant jusqu'au point de réunion des oviductes proprement dits.

En suivant les contours de la membrane qui unit l'extrémité de ce cul-de-sac à l'apophyse transverse, *at*, on rencontre comme d'ordinaire le débouché de la spermathèque, *sp*. Pas de coupole à proprement parler, mais une masse musculaire tapissée, sur sa face externe, d'un épithélium analogue à celui qui recouvre la région correspondante chez les autres Locustiens ; elle loge dans son épaisseur le conduit excréteur tout entier. Ce dernier n'est pas d'un calibre uniforme. Il est comprimé latéralement et l'épithélium qui constitue sa paroi n'est cylindrique que sur ses faces latérales et postérieure ; sa région moyenne est entourée d'un sphincter, *s*.

Ce canal aboutit non pas à un réservoir séminal simple, mais à une formation bilobée dont on ne trouve pas l'équivalent chez les autres Locustiens.

L'appareil spermathécal isolé, FIG. 16, se compose de deux parties inégales : une vésicule, *ve*, et un cæcum, *c*, bien différents par la structure.

La vésicule rappelle, par l'histologie de ses parois, la spermathèque des *Locusta* : une tunique musculaire recouvre un épithélium cylindrique glandulaire entremêlé de cellules de soutien.

Quant au cæcum, FIG. 17, il est formé d'une couche épaisse de chitine homogène, *ch*, gardant une transparence parfaite après un séjour prolongé dans l'alcool ou le formol dilué, et élaborée par une assise unique de cellules, *e*, qui demeurent très hautes même chez l'adulte. Sa cavité offre

sensiblement partout le même diamètre; ce qui n'empêche pas la paroi interne chitineuse d'être renforcée de distance en distance par des épaississements annulaires peu saillants.

L'absence totale de musculature autour de cet appendice, l'épaisseur de la cuticule intérieure, semblent bien indiquer que cette partie de l'appareil séminal sert exclusivement de réservoir.

L'ensemble formé par la vésicule et le cæcum occupe dans le corps de l'insecte une position déterminée. Le tout est couché sur la face dorsale de la chambre périvulvaire, le cæcum à droite, la vésicule à gauche, et c'est pourquoi, dans les coupes sagittales, il est impossible d'obtenir une section longitudinale des deux parties de l'appareil, FIG. 15, *sp*.

Chez l'*Oryctopus Bolivari* enfin, une spermathèque minuscule, si on la compare au volume des œufs, s'ouvre par un tube droit dans la chambre périvulvaire à peu de distance de l'entrée des oviductes.

## CHAPITRE II.

## L'ovipositeur et la glande annexe impaire.

Par le terme général d'ovipositeur on peut désigner l'ensemble des parties qui par leur situation ont un lien anatomique ou physiologique avec le phénomène de la ponte.

Dans la description de la chambre périvulvaire, il a été dit que la membrane formant la paroi supérieure ou dorsale de cette cavité était fixée par son bord distal à une pièce chitineuse, à laquelle on a donné le nom d'apophyse transverse, FIG. I, *at*. Cette apophyse est une des pièces principales de l'armature génitale.

Des motifs tirés de l'anatomie et de la physiologie permettent d'en faire la limite qui sépare de la chambre périvulvaire l'organe de la ponte proprement dit; elle servira donc de base à la description de ce dernier.

Pour la clarté de l'exposition on distinguera tout à l'heure la région basale interne de l'ovipositeur des pièces externes ou valvules; mais il n'y a pas lieu de faire cette distinction dans une revue bibliographique, et le rapide exposé qui suit réunira toutes les données de la bibliographie concernant l'ovipositeur et ses annexes.

### A. Revue bibliographique.

Brullé (36) a décrit sommairement l'ovipositeur des Locustiens, constitué, dit-il, par « deux lames » susceptibles de s'écarter au gré de l'animal (p. 120).

Carus (38), rapprochant l'ovipositeur des Locustiens de celui des Hyménoptères, et en particulier de celui des Ichneumons et des Sirex, dit qu'il « se compose de deux lames longues, étroites, terminées en pointe et emboîtées l'une dans l'autre par les côtés » (p. 425).

Lacordaire (38) admet avec Brullé que les lames externes sont formées d'une seule pièce parcourue en dehors par un sillon et en dedans par une saillie correspondante ; mais il leur reconnaît de plus, après Kirby et Spencer, le pouvoir de « jouer l'une contre l'autre d'avant en arrière » (t. II, p. 256). Enfin, il découvre l'existence des pièces internes.

Les premières données précises sur l'anatomie de la tarière sont dues à Burmeister (38). Voici comment l'auteur la décrit : « Sie besteht aus 2 Klappen, einer linken, einer rechten, und jede Klappe aus 2 Hälften, einer grösseren oberen und einer kleineren unteren, welche gewöhnlich etwas länger ist. Beide sind theils durch einen Falz, theils durch Haut verbunden und tragen innen an der Verbindungsnaht noch eine dritte zärtere Lamelle, welche entweder (z. B. bei *Decticus)* nur sehr kurz ist und bloss am Grunde der Hauptklappe erkannt werden kann, oder aber (z. B. bei *Locusta)* die völlige Länge der Hauptklappe besitzt » (p. 668).

Serville (39) ne fait que traduire le passage de Brullé, auquel il est fait allusion plus haut ; il revient donc à l'interprétation ancienne.

Il faut en dire autant de Castelnau (40), qui, parlant de la tarière des Locustiens, affirme de nouveau qu'elle est « composée de deux lames » (t. II, p. 20).

Dufour (41) ne fait pas mention de l'ovipositeur. Il indique seulement le point où débouche la spermathèque et signale l'existence d'un vaisseau tubuleux, simple, flexueux, de la longueur de l'abdomen, s'ouvrant à l'entrée de l'organe (p. 355).

Un vaisseau semblable est décrit par de Siebold et Stannius (49) dans les genres *Decticus* et *Locusta*.

Avec Lacaze-Duthiers (52) apparaît le premier travail approfondi sur l'ovipositeur. L'auteur a choisi pour type le *Decticus verrucivorus* : « Sur la ligne médiane, dit-il, on trouve un corps impair dont la base ou partie antérieure se développe en manière de cône, dont le sommet dirigé

en arrière, se prolonge au loin en forme de lame et se divise suivant sa longueur, ce qui le fait paraitre bifide. La base creusée en gouttière présente trois appendices : l'un supérieur médian porte une pièce triangulaire qui s'articule par deux de ses angles avec les pièces latérales; les deux autres inférieurs, latéraux, sont la continuation des lèvres de l'échancrure que l'on remarque sur la face inférieure; ils s'unissent par leur extrémité avec un arc corné qui s'articule aussi avec les pièces latérales.

De chaque côté de ce corps central, on trouve une pièce longue aplatie latéralement, dont l'extrémité antérieure, un peu dilatée, correspond à la partie conoïde dont nous venons de parler et qui se termine en avant par deux apophyses, l'une supérieure, l'autre inférieure : la première s'articule avec l'angle interne de la pièce triangulaire dorsale dont il a été question; la seconde s'unit avec l'arc de cercle corné qui réunit les deux appendices inférieurs du corps médian.

Restent trois pièces placées en dehors des précédentes. La plus petite, la plus interne des trois, est ovalaire; elle unit les deux autres entre elles et s'articule avec l'apophyse supérieure de la pièce latérale que nous venons d'apprendre à connaitre.... Quant à la dernière, elle est externe et fait partie de la portion saillante de l'oviscapte qu'elle complète en venant se placer et s'unir à son bord inférieur (p. 211-212).

Plus loin, les trois pièces constitutives de chaque lame sont parfaitement distinguées et leur mode d'articulation mutuelle, si remarquable d'ailleurs, est reconnu et caractérisé par le terme particulièrement expressif d'« assemblage en coulisse » (1). « Le bord supérieur du noto-rhabdite, dit l'auteur, se creuse de mortaises où viennent se loger les bourrelets du bord inférieur du sternite et de l'épisternite. L'entrée de la mortaise est plus petite que sa cavité et le bourrelet est comme étranglé à sa base en sorte que le mode d'assemblage permet des mouvements dans le sens de la largeur et les rend impossibles dans toute autre direction. Aussi ne peut-on séparer ces trois pièces si l'on n'agit sur elles parallèlement à leur direction : cet assemblage pourrait véritablement se nommer *assemblage en coulisse* » (p. 214).

(1) Dans un but de généralisation, de Lacaze-Duthiers a donné aux pièces de l'ovipositeur des noms que la pratique des entomologistes n'a point consacrés, sans doute parce qu'ils tranchent dans un sens déterminé des questions de morphologie sur lesquelles l'accord n'est point établi. Dans cette terminologie l'*épisternite* désigne les valvules supérieures, le *tergo-rhabdite* ou *noto-rhabdite*, les valvules inférieures, le *sternite*, les valvules internes.

A l'appui de sa description l'auteur donne le dessin d'une coupe transversale de l'ovipositeur (Pl. 10, fig. 6), mais y fait malheureusement abstraction de l'articulation des pièces bien que l'objet de la figure, d'après la légende qui l'accompagne, soit précisément de montrer leur mode d'assemblage.

L'année suivante, Fischer (53), revenant sur les données de de Siebold concernant l'appendice glandulaire, ajoute une remarque au sujet de quelques espèces : « *Meconema varium*, dit-il, *Xiphidium fuscum*, etc .... hoc tubulo carent ». Puis, sans tenir compte du travail précédent, lequel d'ailleurs, il faut le reconnaître à sa décharge, paraissait à peu près en même temps que son propre ouvrage, il attribue aux Locustiens un ovipositeur régulièrement quadrivalve, exceptionnellement bivalve (p. 191) (1).

Leydig (59), après avoir étudié la structure fine de la spermathèque du *Locusta viridissima*, consacre quelques lignes à celle de la glande annexe : « Es ist eine Intima vorhanden, die nach aussen mit kurzen Röhrchen besetzt ist. Die Secretzellen selbst und die Tunica propria geben zu keinen weiteren Bemerkungen » (p. 88).

Milne Edwards (68), dans ses *Leçons de physiologie et d'anatomie comparée*, s'est contenté d'exposer la constitution de l'ovipositeur d'après Lacaze-Duthiers.

Même remarque au sujet de Graber (68). Mais dans un travail postérieur (70), l'auteur eut l'occasion de traiter plus en détail la question de l'origine et de la structure de l'organe de ponte; c'est à ce dernier mémoire qu'il faut recourir si l'on veut connaître sa véritable pensée.

« Der *Ovipositor*, dit-il, ist aus 5 Stücken oder Blättern zusammengesetzt, die gelenkig sowohl unter einander, als auch mit der Rückenplatte verbunden sind.

« Das mittlere oder unpaare dieser scheidenartigen im Innern hohlen und vorwiegend mit Muskeln erfüllten Blätter, fig. 14, $S_9$, ist an der

(1) Cette exception vise un certain nombre d'espèces de la tribu des *Sténopelmatides* chez lesquelles les valvules supérieures recouvrent les valvules inférieures. La véritable structure de cette forme d'ovipositeur a été débrouillée par Brunner (*Nonnull. orth. etc.... in Schr. der KK. zool. bot. Gesellsch. in Wien*, XL, 1861). Peytoureau (95) néanmoins, ignorant sans doute l'existence du travail de Brunner, remet en discussion le cas signalé par Fischer et se demande s'il n'y aurait pas chez les *Sténopelmatides* « une union plus intime des apophyses génitales supérieures et inférieures que chez les autres Locustides » ou simplement de la part de l'auteur allemand « une erreur d'observation » (p. 83).

Basis kegelförmig gestaltet und spaltet sich gegen das Ende gabelförmig in zwei lange ruthenförmige Gebilde, während es nach vorne zwei kleine bogig nach einwärts gekrümmte griffelartige Fortsätze aussendet, an denen sich so wie in der rinnenartigen Vertiefung der gegen die Bauchseite geöffneten kegelförmigen Basis starke Muskelbänder befestigen, welche diesen Theil mit den benachbarten gelenkig verbinden" (p. 4).

Les valvules internes dépendent du neuvième segment ainsi que les valvules supérieures - welche sich bekanntlich scheidenartig an die Bauchplatte anschliessen und mit dieser durch einen griffelförmigen Fortsatz, *f*, so wie durch Muskeln und dünne Membranen an der Basis verbunden werden, als Anhänge derselben zu betrachten sind" (p. 5).

Quant aux valvules supérieures, - sie sind durch ein sehr deutlich entwickeltes Seitenstück, E-M, fig. 13 und 14, an der Rückenplatte aufgehängt, mit der sie ausserdem noch durch einen blattartigen Vorsprung, *v*, fig. 14, gelenkig sich verbinden, und bedarf daher die Bezeichnung Rückenplattenanhänge für die zwei Unterblätter des Ovipositor keiner weitern Rechtfertigung - (ibid.).

Plus loin l'auteur décrit le développement des pièces externes de l'ovipositeur de l'*Odontura serricauda* Fabr. (=*Barbitistes serricauda* Fabr.) et les fait dépendre des huitième et neuvième segments.

Riley (74) n'a qu'une phrase sur l'ovipositeur des - *Katydids* - : - the females are all furnished with curved or saber-shaped ovipositors, formed of two pairs of flattened sheaths which inclose two narrower pieces - (p. 154).

Dewitz (75) reprend chez le *Locusta viridissima* l'étude du développement et de la structure des valvules. Dans une figure devenue classique (fig. 10), il indique l'agencement des différentes pièces de l'armature interne et un dessin assez grossier, fourni par une coupe transversale de l'une des lames de l'ovipositeur, met sous les yeux l'assemblage en coulisse des trois valvules d'un même côté.

Dans quelques pages très condensées, Brunner (76) publie peu de temps après une étude d'une haute portée scientifique, dans laquelle le parallélisme morphologique est établi entre les organes sexuels ♂ et ♀ dans les diverses familles d'Orthoptères. Le savant auteur se trouve par suite amené à décrire l'ovipositeur des Locustiens; sa description est parfaitement d'accord pour le nombre des parties et pour leurs rapports avec celle de Lacaze-Duthiers.

A cette date où existaient déjà des données si précises sur l'anatomie de l'ovipositeur, on est étonné de retrouver chez GIRARD (76) la description de l'oviscapte « à quatre valves » que l'on sait être de FISCHER. On y trouve également textuellement traduite la phrase de ce dernier concernant la glande annexe, y compris ce qui regarde les genres *Meconema* et *Xiphidium* (p. 164).

Dans son traité général sur les Insectes, GRABER (77) indique les pièces constitutives de l'ovipositeur de l'*Odontura serricauda* (= *Barbitistes serricauda* FABR.).

La fig. 137 représente l'extrémité abdominale de cet Insecte vue par la face ventrale ; les valvules internes y ont la conformation ordinaire (p. 225). Une autre figure (fig. 138) montre les rudiments de l'organe chez la larve à peine éclose.

BOLIVAR (77) ne mentionne que très incidemment la composition de la tarière et, s'en tenant comme FISCHER à l'appareil externe, ne lui attribue que quatre valvules pour la majorité des cas (p. 252).

BRUNNER (82) renvoie, pour la structure, à son travail antérieur en ajoutant toutefois que les deux paires de valvules externes sont plus ou moins soudées („verwachsen"), ce qui n'est conforme ni aux excellentes figures schématiques qu'il a données précédemment, ni aux descriptions détaillées de ses devanciers (p. 244).

Après avoir esquissé la description générale de l'ovipositeur et précisé la structure et la position de la pièce impaire interne ou « *gladium* », BERLESE (82) entre dans le détail des appareils squelettique et musculaire de l'armature génitale de l'*Ephippigera vitium*. « L'ovipositore, dit-il porta l'apofisi falciforme (4 ε), molto lunga et sottile, la squama dell' undecimo arco inferiore porta internamente nel mezzo il tubercolo impari dell' ovipositore (fig. 5, *g*). Esiste nel filetto superiore la fossetta colla cresta. Si nota un' *apofisi transversa* (apophysis terebrae transversa, mihi) che nasce sotto la falce di una lamina e si porta sotto la falce dell' opposita. Detta apofisi cilindrica è molto importante pei muscoli ai quali da attacco (fig. 4, δ, 5, β). Il gladium (fig. 2, *A*) ha le stesse appendici, che l'organo analogo nelle Mantidi. Il filetto inferiore da origine all' apofisi articolare, è collocato sopra l'utero, col quale non ha, come nelle Mantidi, rapporti immediati. Inferiormente termina in punta ottusa (fig. 13, *a*) che viene a collocarsi ai lati della vulva » (p. 265).

L'auteur donne ensuite la liste des muscles de l'ovipositeur, au nombre

de seize; à chacun d'eux il attribue un nom en rapport avec sa fonction présumée.

Kolbe (93) rappelle la constitution classique de l'ovipositeur en indiquant le segment d'origine de ses diverses pièces (p. 315, 316) et la même année Wheeler (93) suit leur développement chez le *Xiphidium ensiferum*.

Dans le travail de Peytoureau (95), la structure et l'origine de l'armature femelle du *Platyphyllum giganteum* (= *Pseudophyllanax imperialis* Mont.) sont étudiées en détail.

La description de l'appareil, conforme dans ses grandes lignes aux données acquises, contient néanmoins certains traits dignes d'être soulignés.

A propos des apophyses génitales, par exemple, l'auteur fait observer que « les dents de scie souvent remarquées sur certaines arêtes de ces appendices ne se rencontrent pas chez le *Platyphyllum giganteum*; il en est de même, dit-il, des remarquables rainures longitudinales d'assujettissement de ces apophyses décrites par maints auteurs chez d'autres grandes espèces d'Orthoptères sauteurs » (p. 85).

Un peu plus loin, il signale l'insertion, « sur la face interne concave de la paroi externe des apophyses génitales inférieures, d'un muscle fort qui va rejoindre la paroi interne de l'abdomen ». .... « A l'extrémité antérieure, les apophyses supérieures se développent aussi davantage; elles présentent une concavité interne dans laquelle s'insère un muscle puissant » (ibid.).

Passant ensuite à l'étude de l'armature interne, l'auteur fait remarquer que la « barre transversale inférieure qui unit antérieurement les apophyses génitales accessoires » .... « tire son origine de la chitinisation d'une partie de la membrane qui unit le huitième sternite au neuvième » (p. 87).

Quant à « la bande transversale latérale (Pl. VI *f*, 3 *y*), qui de chaque côté unit l'angle antéro-supérieur de l'apophyse génitale supérieure à la base des apophyses accessoires », elle « se forme aux dépens de la membrane d'union du neuvième sternite au dixième » (ibid.).

L'étude histologique de la glande annexe a été faite par Fénard (96), qui lui a donné le nom de « *boyau oviductal* » par analogie avec le « *boyau calicial* » décrit chez les Acridiens. « L'examen des coupes faites dans cet organe, dit-il, montre qu'il possède une paroi épithéliale formée de cellules granuleuses allongées, formant des digitations avec de petites cellules internes peu allongées; au début de la sécrétion, la couche cellulaire présente de nombreuses papilles ..... Ces papilles s'atténuent et finissent par dispa-

raitre à mesure que la sécrétion a lieu. A l'extérieur on voit une membrane basilaire apparente et une enveloppe péritonéale, à l'intérieur un semblant de cuticule » (p. 81).

L'auteur passe ensuite en revue quelques espèces et donne en particulier la longueur du boyau oviductal chez le *Decticus albifrons :* 35mm, les *Ephippigera vitium* et *Bitterensis* (sic) : 30mm. Il signale l'absence de cet organe chez le *Conocephalus mandibularis* et le *Meconema varium*, sa forme sinueuse et boursouflée chez le *Barbitistes serricauda* et termine en disant : « L'histologie de tous ces organes ne présente rien de particulier qui les différencie de ceux des autres Locustides précédemment étudiés » (p. 86).

Dans la description que donne Monti (02) des organes internes du *Dolichopoda geniculata* (= *Dolichopoda Linderi* Duf.), ainsi que dans la figure correspondante, figure qui, d'après l'auteur, représente « tutto l'apparecchio riproduttore femminile », il n'est point fait mention de glande annexe (p. 23 et fig. 9).

On a vu que Snodgrass (03) faisait déboucher la glande annexe derrière la spermathèque « between the bases of the gonapophyses » (p. 187).

Henneguy (04) retrace les grandes lignes du travail de Lacaze-Duthiers sur l'armature génitale et reproduit deux figures de Kolbe concernant le *Locusta viridissima*. Traitant, dans un paragraphe, des glandes annexes de l'appareil reproducteur, il donne quelques indications générales sur la structure de leur paroi et la nature de leur contenu : « Les glandes dites sébifiques ou collétériques, au nombre de une ou deux paires, déversent le produit de leur sécrétion dans la région terminale du vagin .... Ces glandes sont constituées par des tubes simples ou ramifiés ne contenant pas dans leur paroi d'éléments musculaires. La matière sécrétée par les glandes sébifiques n'est pas une matière grasse comme le pensait Dufour, mais une substance spéciale, visqueuse, insoluble dans l'eau, dans l'alcool et dans l'éther, se colorant en brun par l'iode » (p. 171).

La découverte d'une anomalie de l'ovipositeur chez un *Locusta viridissima* fournit à Berlese (05) l'occasion de remémorer la structure de l'armature génitale du *Decticus albifrons*. Les deux schémas que donne l'auteur à l'appui de sa description se retrouvent dans ses travaux ultérieurs.

Bérenguier (07) a suivi le développement de la larve de l'*Isophya pyrenæa*, var. *nemausensis*. L'Insecte subit cinq mues avant d'atteindre son état définitif. « Les sexes, » fait remarquer l'auteur, « ne peuvent se distinguer que vers la fin du stade de la première mue, l'oviscapte des ♀ est réduit à un petit renflement situé au-dessous de la base de l'abdomen » (p. 4).

L'*Isophya pyrenæa* possède un « long canal transparent, flexueux, replié sur lui-même, dont l'extrémité supérieure reste libre et dont l'inférieure aboutit dans la fossette ovoïde située à la base de chaque lame de l'oviscapte; ce canal n'a aucun rapport avec la base de l'oviducte qui s'arrête un peu en arrière de l'ouverture de la plaque sous-génitale » (p. 11).

D'après Bérenguier les *Ephippigera terrestris* et *biterrensis*, le *Barbitistes Fischeri* et le *Leptophyes punctatissima* subiraient également cinq mues; mais on en compte huit chez le *Saga serrata*.

Une autre série de notes orthoptérologiques du même auteur (08) contient des détails intéressants sur les mues du *Locusta viridissima*. Cet Insecte ferait comme le *Saga serrata* exception à la règle générale; le nombre des mues y serait six au lieu de cinq comme dans le cas du *Barbitistes Fischeri* et de l'*Orphania denticauda*.

Dans son traité sur les Orthoptères, Tümpel (08) se contente d'énumérer les pièces de l'ovipositeur en indiquant leur origine (p. 197).

Après une étude assez détaillée de l'armature génitale du *Decticus albifrons* (p. 436), Berlese (09) consacre quelques lignes aux glandes accessoires.

Sans insister spécialement sur la glande annexe des Orthoptères, l'auteur en reproduit cependant une coupe dessinée par Fénard et lui donne une légende. On y voit une tunique propre, un épithélium glandulaire, un épithélium chitinogène et une intima. Dans le texte, par contre, il décrit les glandes monocellulaires que l'on rencontre parfois dans cette sorte d'organe, mais ne fait pas mention des Orthoptères (p. 874).

Enfin, dans une révision des organes femelles de l'Ordre, Berlese répare l'oubli de 1882 concernant la glande annexe des Locustiens : « Le ghiandole accessorie, » dit-il, « sono representate da un tubulo impari allungato, sinuoso, varicoso, inserito all' estremità dell' ovidutto, presso l'origine dell' oviscapto » (p. 886).

Cholodkovsky (12) indique la structure de la glande accessoire dans les genres *Decticus*, *Locusta*, *Platycleis* et *Isophya*; elle comprend une mince enveloppe musculaire et deux couches de cellules épithéliales, recouvertes par une cuticule (p. 12).

Horton et Gemberton (15), dans une étude assez complète du développement de deux *Phanéroptérides : Scudderia curvicauda* De Geer (= *S. furcata* Brunn.) et *Microcentrum rhombifolium* Sauss. (= *Orophus rhombifolia* Sauss.), évaluent à six le nombre des mues que subissent ces deux

espèces, mais ils ne donnent aucun détail concernant l'ovipositeur. Ils se contentent de signaler son apparition, chez le *Scudderia furcata*, au quatrième stade larvaire. « The sexes, » disent-ils, « can be distinguished in this stage by the appearance of the external genitalia » (p. 9).

### B. Données de l'observation.

Afin d'éviter toute confusion dans les termes, voici d'abord en quelques mots la structure générale de l'ovipositeur. Cet organe est composé de trois paires de pièces ou *valvules* (1) : une d'elles est supérieure ou dorsale, la seconde est inférieure ou ventrale, et la troisième enfin, recouverte et cachée par les valvules dorsales, est formée de deux lamelles, les valvules internes, qui sont soudées à la base de l'ovipositeur en une pièce impaire pour constituer la « fourche ».

On appellera *lame* ou *valve* l'ensemble des trois pièces d'un même côté de l'ovipositeur (deux externes et une interne).

Les valvules sont rattachées à l'abdomen par une portion différenciée de leur membrane tégumentaire, tantôt mince et flexible, tantôt au contraire fortement chitinisée.

Au voisinage de leur surface d'attache, les pièces de l'ovipositeur présentent des apophyses que des faisceaux musculaires réunissent aux apodèmes de la région abdominale.

Apophyses et musculature feront l'objet d'un premier paragraphe, un second sera consacré à l'étude des valvules.

a) *Parties internes de l'ovipositeur. — Glande annexe.* — α. Pièces chitineuses. — La plupart des apophyses chitineuses, comme l'a montré Berlese (09, p. 349), sont à l'origine des plis de la cuticule formés par la tension des muscles et fortifiés par une activité chitinogène plus intense des cellules de l'hypoderme; c'est dans ce processus qu'il faut chercher l'explication de la cavité virtuelle, ou même réelle, qui subsiste au centre des apophyses les plus robustes de l'armature génitale, fig. 10, *al*.

A vrai dire, il n'existe pas chez la larve d'armature interne résistante; celle ci se forme surtout dans l'intervalle qui sépare les deux dernières mues

(1) Les termes de « *gonapophyses* », « *apophyses génitales* », que l'on trouvera assez fréquemment employés dans les descriptions de l'ovipositeur, désignent d'une façon générale les pièces de l'armature externe.

et, chez l'imago lui-même, elle est dans les premiers temps si faible et si peu développée, que l'Insecte serait incapable d'utiliser son ovipositeur. Durant les huit jours qui suivent la dernière mue, l'activité des cellules hypodermiques est intense; elles édifient littéralement l'apophyse sur le pli cuticulaire initial et, dès le début de la seconde semaine, on peut observer chez la femelle les premières manœuvres de la ponte.

La comparaison des FIG. 1 et 2 donne une idée du développement de l'une des apophyses, *am*. A peine saillante chez l'Insecte qui vient de muer, FIG. 2, la pièce atteint une longueur double chez l'adulte, FIG. 1.

L'armature génitale est assez compliquée. Le but de ce travail étant de mettre en lumière le jeu des valvules, il importe avant tout d'en préciser les attaches et d'indiquer les points d'articulation qui rendent leurs mouvements possibles.

Le principal reproche, en effet, que l'on pourrait adresser aux auteurs qui ont précédé — à l'exception peut-être de LACAZE-DUTHIERS — est d'avoir considéré les pièces chitineuses internes de l'appareil de ponte ou comme des formations rigides dont l'élasticité seule limitait les mouvements, ou au contraire comme des éléments nettement distincts les uns des autres et sans lien avec les téguments.

Cette dernière impression s'impose, par exemple, après examen des dessins de BERLESE (06, p. 307, et 09, p. 300), relatifs au *Decticus albifrons*. On est frappé tout d'abord de la clarté avec laquelle l'auteur a réussi à mettre en relief les divers éléments de l'armature; mais une étude attentive y révèle bientôt plusieurs lacunes. Il est difficile, entre autres choses, de se représenter les mouvements que peut effectuer la valvule inférieure, telle qu'elle est dessinée par le professeur italien; or le problème a son intérêt, s'il est exact, comme on le dira tout à l'heure, que cette valvule est la vraie perforatrice dans le mécanisme de l'enfoncement.

Voici donc, en premier lieu, les pièces qui forment le trait d'union entre les valvules et l'abdomen; elles sont indiquées par les FIG. 18 et 19. La première figure représente l'armature du côté droit; la seconde, tout l'appareil vu par la face dorsale.

La valvule supérieure droite, FIG. 18, 19, *vs*, est reliée à l'abdomen par un arc chitineux, $a_1$, dont la région moyenne porte une apophyse spécialement développée, l'apophyse latérale, *al*, orientée suivant l'axe du corps. L'extrémité supérieure de l'arc est prolongée par le bord dorsal de la valvule; son extrémité inférieure, taillée en pointe, recevra l'insertion d'un faisceau musculaire.

Un coup d'œil jeté sur la FIG. 19 montre que les deux valvules supérieures ne se touchent pas. Elles sont reliées, en haut, par une pièce à trois branches, *am*, dont la pointe antérieure seule est libre et constitue l'apophyse médiane, tandis que les deux autres, terminées par une surface plane, se soudent en des points symétriques au bord supérieur des valvules dorsales. La soudure n'est pas rigide, mais laisse à l'apophyse médiane une certaine mobilité; l'endroit où s'opère la jonction de cette pièce avec les valvules dorsales forme donc un premier point d'articulation.

En bas, une bande de chitine réunit les deux valvules; elle a la forme d'un croissant et sa direction perpendiculaire à l'axe du corps lui a fait donner par BERLESE le nom d'apophyse transverse, FIG. 18 et 19, *at*.

Comme l'a fait remarquer PEYTOUREAU, cette barre chitineuse doit son origine à un épaississement local du pli formé par la membrane intersegmentaire des huitième et neuvième sternites. Elle occupe donc, FIG. 25, *at*, le fond du sinus qui sépare à leur base les valvules inférieures des valvules supérieures et, à ce titre, mérite d'être considérée comme la limite de séparation entre la chambre périvulvaire et l'ovipositeur proprement dit.

L'apophyse transverse est reliée à l'extrémité antérieure des valvules dorsales par une chitine assez molle formant à cet endroit un nouveau point d'articulation.

La valvule ventrale, *vi*, offre un système d'attaches beaucoup plus simple. Son bord inférieur est libre et son extrémité antérieure, découpée à angle droit, contrairement aux données fournies par DEWITT, est logée dans une des cavités latérales de la chambre périvulvaire, FIG. 5, *vi*.

Son bord supérieur, épais, résistant, et relié par une pellicule chitineuse à la base de l'arc, $a_1$, s'articule au niveau de l'apophyse transverse avec l'un des angles d'une pièce triangulaire, articulée elle-même par son angle opposé avec l'angle antérieur du neuvième tergite et par son sommet avec la base de l'apophyse latérale, *al*. La base de ce triangle est représentée par l'apodème, $a_2$, l'un de ses côtés par l'apodème, $a_3$, l'autre étant caché par l'arc, $a_1$.

Quant au neuvième tergite lui-même, il porte le long de son bord antérieur un renforcement chitinisé qui lui donne une grande rigidité, c'est l'acrotergite du neuvième segment décrit par BERLESE, FIG. 18, *act*.

L'indépendance de la valvule inférieure a été mise en évidence dans la FIG. 19. Au lieu de laisser les deux valvules ventrales dans leur position

naturelle, l'une d'elles, celle de gauche, *vi*, a été dessinée repliée sous elle-même et légèrement rejetée sur le côté. Le pli indique le niveau où se fait l'articulation de la valvule que, seule, une mince membrane rend solidaire de l'armature centrale.

La dernière partie de l'ovipositeur est la « fourche », constituée par la soudure partielle des deux valvules internes, FIG. 18, 19, *vin*. L'accolement et la fusion du bord supérieur des deux lamelles, détermine la formation d'une barre rigide qui s'articule avec la base de l'apophyse médiane. Les bords inférieurs, après avoir décrit une courbe rentrante, se fixent par l'extrémité à l'apophyse transverse, non loin de la ligne médiane.

Bref, on peut résumer ainsi ce qui précède : les valvules dorsales sont articulées par leur bord supérieur avec les branches distales de l'apophyse médiane, par leur bord inférieur avec les extrémités de l'apophyse transverse ; les valvules ventrales s'articulent par leur bord supérieur avec une pièce triangulaire, elle-même articulée, d'une part, avec l'angle antéro-latéral du neuvième tergite et, d'autre part, avec la base de l'apophyse latérale; les valvules internes offrent, à l'extrémité antérieure de leur bord supérieur commun, un point d'articulation avec la base de l'apophyse médiane, tandis que leur bord inférieur respectif se soude, mais d'une manière assez lâche, au centre de l'apophyse transverse.

Pour reconnaître l'existence de ces divers points d'articulation, il suffit d'examiner l'armature chitineuse à la lumière réfléchie; il faut recourir aux coupes, si l'on veut en étudier la structure.

On remarque alors que la mobilité des pièces est assurée, moins par une diminution d'épaisseur de la chitine dans la région articulaire, que par une modification de la substance chitineuse elle-même. Celle-ci, au lieu d'être à cet endroit dure et nettement picrophile, comme dans les autres parties de l'apodème, est molle et très avide de carmin.

La FIG. 20, qui a trait au *Conocephalus mandibularis*, représente une des plus puissantes articulations de l'armature génitale, celle de la valvule inférieure gauche avec l'angle antéro-latéral du neuvième tergite. La soudure des deux pièces étant perpendiculaire à l'axe du corps, a été intéressée sur toute sa longueur par le rasoir.

L'ensemble rappelle un peu, par son aspect, l'articulation trochoïde de la mandibule des carnassiers, mais avec cette différence qu'ici il y a continuité entre les deux formations dont la mobilité n'est due, somme toute, qu'à l'existence d'une couche de chitine molle, *cm*, dans le sinus supérieur formé par le double pli.

On retrouverait une disposition analogue dans les FIG. **21** et **22** empruntées toutes les deux au *Saga serrata*, un des Locustiens les mieux outillés pour la ponte et dont la taille exige une résistance spéciale de toutes les pièces chitineuses.

La FIG. **21** reproduit le dessin d'une coupe transversale de l'ovipositeur de cet Insecte et montre comment les branches postérieures de l'apophyse médiane, *am*, s'articulent avec les valvules supérieures, *vs*. On voit que les deux têtes de l'apophyse sont logées dans une sorte de cavité articulaire, dont elles sont séparées par un coussinet de chitine molle, *cm*, que l'éosine avait, dans la préparation, nettement coloré en rose.

Le passage de la chitine dure à la chitine molle ne se fait cependant pas toujours d'une manière aussi brusque que le laisserait croire l'examen des coupes transversales. Cet aspect est dû le plus souvent à l'existence d'un pli d'origine, orienté dans une autre direction et coupé perpendiculairement par le rasoir. Ainsi en est-il en particulier pour le cas représenté par la FIG. **22**. Une coupe horizontale révèlerait l'existence d'un pli de chitine molle, *cm*, situé dans un plan perpendiculaire à celui du dessin et reliant l'apophyse transverse, *at*, aux extrémités inférieures des valvules dorsales, *vs*.

Pour compléter la description de l'armature interne, il faut mentionner la présence des deux apodèmes portés l'un par le huitième tergite et l'autre par le dixième, FIG. **18**, $a_4$ et $a_5$. Ces crêtes chitinisées ont, avec le reste de l'armature génitale, les rapports qu'ont les téguments eux-mêmes; mais il ne faut pas oublier que si tous les sclérites abdominaux ont à jouer leur rôle dans les mouvements de l'ovipositeur, l'importance de ce rôle dépend de leur degré de résistance, et comme le développement des apodèmes, d'autre part, est en raison directe de la force des muscles, on peut dès maintenant prévoir la place réservée aux huitième et dixième tergites dans le mécanisme de la ponte.

Telle est, dans ses grandes lignes, l'anatomie des parties chitineuses internes de l'ovipositeur du *Locusta viridissima*. L'étude comparée de la même région chez les espèces appartenant aux autres tribus, montre que partout il existe un appareil analogue, exception faite toutefois des espèces possédant des organes rudimentaires, telles que l'*Eugaster Guyoni* et l'*Oryctopus Bolivari*, chez lesquelles il n'existe point d'apophyses internes.

C'est à peine si les modifications méritent d'être signalées; elles portent surtout sur la longueur des apophyses, le degré de mobilité des articulations, le développement plus ou moins considérable des apodèmes.

Le seul point offrant un intérêt général est peut-être le renforcement et l'accroissement en surface de la pièce triangulaire servant d'attache au bord supérieur de la valvule ventrale, chez les espèces déposant leurs œufs dans les végétaux. Cette simple constatation ne suffit-elle pas à démontrer le rôle important joué par cette pièce dans l'enfoncement de l'ovipositeur?

β. Musculature. — Il faut renouveler, à propos des muscles de l'ovipositeur, la remarque faite au sujet des pièces chitineuses; leur développement est incomplet au moment de la dernière mue et se poursuit parallèlement à celui des apophyses durant les premiers jours qui suivent (1). Voilà pourquoi dans les coupes d'ensemble, empruntées pour la plupart à des Insectes venant de muer, les faisceaux musculaires sont ordinairement grêles et bien individualisés. Sans dédaigner les avantages qu'offre cette particularité pour l'étude, on conçoit qu'il est nécessaire de compléter les données ainsi obtenues par la dissection d'individus adultes, si l'on veut acquérir sur la musculature des notions exactes.

La fig. 2², légèrement schématisée, donne les résultats combinés des coupes et de la dissection. Dans l'intérêt de la clarté, les pièces de l'armature et les segments ont leurs contours indiqués par un trait pointillé; les muscles seuls sont en traits pleins.

En suivant l'ordre adopté précédemment, on voit que la valvule supérieure, *vs*, est mise en mouvement par quatre muscles, α, β, γ, δ. Le premier, α, s'insère, d'une part, sur la base de l'apophyse latérale, face externe, *al*, de l'autre, sur le bord antérieur du neuvième segment, à peu de distance de l'acrotergite, *act*. Le second, β, relie l'extrémité de l'apophyse latérale à l'acrotergite même, tandis que son antagoniste, γ, partant du même endroit, va se fixer dans l'angle antérieur du neuvième tergite, tout près du point d'articulation de l'acrotergite avec la pièce triangulaire; les fibres qui le constituent s'insèrent en partie sur l'apodème, en partie sur les téguments voisins, fig. 20, γ.

Ces deux faisceaux musculaires β et γ sont, à l'état naturel, recouverts par deux autres muscles désignés dans le dessin par les lettres δ et ζ. Le premier des deux, δ, appartient seul à la valvule supérieure dont il relie la pointe antérieure ventrale à l'acrotergite, *act*.

(1) L'activité cellulaire du tissu musculaire de cette région est mise en évidence par la technique même. Dans les coupes colorées à l'hématoxyline acide d'Ehrlich et au Rouge Congo, on observe une différence très nette de coloration entre les muscles moteurs de l'armature génitale et les faisceaux superficiels sous-hypodermiques Les premiers sont colorés d'une façon intense par l'hématoxyline, les autres ont une grande affinité pour le colorant cytoplasmique et leur teinte rougeâtre tranche nettement sur la coloration vineuse des muscles de l'ovipositeur.

Pour s'assurer que ces divers muscles desservent bien la valvule dorsale, il suffit d'arracher celle-ci à l'aide d'une pince; on isole du même coup les quatre faisceaux que l'on vient de décrire. Il faut cependant recourir aux coupes, si l'on veut acquérir une connaissance exacte de leurs points d'insertion; c'est de cette manière qu'ont été établis les résultats contenus dans les lignes précédentes. L'exposé de ces recherches, avec figures à l'appui, n'offrant qu'un intérêt médiocre, on a préféré l'omettre; mais il est facile de retrouver les divers faisceaux dans les coupes transversales. La FIG. **10** montre en place les muscles α, γ, δ

Si de la valvule dorsale droite on passe aux pièces impaires qui l'unissent à la valvule du côté opposé, on voit que l'une et l'autre, l'apophyse médiane et l'apophyse transverse, ont leurs muscles propres.

L'apophyse médiane, *am*, est reliée de chaque côté à la paroi du corps par un muscle court et trapu, ε, qui, s'inclinant légèrement vers le bas et obliquant en avant, s'insère sur la pièce triangulaire servant d'attache à la valvule ventrale, dans l'espace laissé libre entre le bord inférieur du neuvième tergite et le bord antérieur de la valvule supérieure, c'est-à-dire, entre les deux bras de levier commandés par l'apophyse latérale, FIG. **18**, $a_1$, $a_3$.

La FIG. **31**, ε, indique la position de ces faisceaux jumeaux, leur écartement symétrique de l'apophyse médiane, *am*, ainsi que leur fixation sur les téguments; leur direction ne permet pas d'en obtenir une coupe axiale.

Quant à l'apophyse transverse, FIG. **23**, *at*, elle donne insertion, à ses deux extrémités, à un muscle, ζ, qui accompagne dans son trajet le faisceau δ, et se fixe comme lui sur l'acrotergite, *act*; on retrouve cet élément musculaire dans la FIG. **10**, où il est désigné par la même lettre ζ.

La musculature de la valvule inférieure est moins compliquée. Deux faisceaux, FIG. **23**, η, θ, que sépare à leur base la bride musculaire ι, reliant aux parois de l'abdomen le sommet de la coupole spermathécale, fixent les extrémités latérales de la chambre périvulvaire, c'est-à-dire, en somme, le bord supérieur des valvules ventrales, l'un, η, au bord antérieur du neuvième tergite, l'autre, θ, au bord antérieur du huitième. Le muscle η est partiellement représenté dans la FIG. **9**.

Il est impossible de décrire l'appareil moteur de la fourche sans empiéter sur le chapitre réservé à l'étude des valvules, les faisceaux destinés à faire mouvoir les lamelles internes étant logés dans l'épaisseur même de ces pièces. Cet inconvénient toutefois sera compensé par l'avantage de pouvoir grouper, dans un même paragraphe, toutes les données concernant les muscles.

C'est sur le bord externe de l'ouverture ovalaire, FIG. 19, *fo*, percée dans la paroi dorsale des valvules internes, que s'insèrent les muscles de la fourche, FIG. 32, κ, et FIG. 23, κ, λ. Le premier, κ, prend son second point d'attache à l'intérieur de la valvule supérieure et se fixe, en partie sur l'arc chitinisé qui en forme le bord antérieur, en partie sur les téguments voisins; il est renfermé dans le renflement en forme d'olive que l'on aperçoit extérieurement à la base des valvules dorsales. Le second, FIG. 23, λ, plus proche des pièces de l'armature interne, relie la fourche à l'extrémité inférieure du même arc et se fixe à peu de distance du point d'insertion du faisceau δ; ce second muscle se détache nettement des autres éléments contractiles dans la FIG. 31, λ.

Pour achever la description du système musculaire, il faut mentionner plusieurs faisceaux de second ordre n'ayant avec l'armature génitale que des rapports éloignés. Tels sont les muscles μ et ν, FIG. 23, qui unissent entre eux les huitième, neuvième et dixième tergites; la bride musculaire ν, par laquelle les diverticules antérieurs de la chambre périvulvaire sont, chacun de leur côté, assujettis au huitième sternite, FIG. 2, ν, et le faisceau π, FIG. 2, reliant les ovaires à l'oviducte commun. Ce dernier muscle, long et filiforme au moment de la mue, se raccourcit dans la suite, accompagnant dans sa régression le développement des ovaires.

Enfin, un dernier élément, le muscle désigné dans la FIG. 23 par la lettre ρ, s'attache au bord du plafond de la chambre périvulvaire, passe sous les diverticules antérieurs et va confondre ses fibres avec celles du sphincter de l'oviducte commun, du côté dorsal.

Les données anatomiques qui précèdent s'appliquent, à quelques détails près, à tous les Locustiens possédant une armature chitineuse interne.

Celui qui tenterait de comparer cette description avec celle de BERLESE, concernant l'*Ephippigera vitium* (82, p. 267), ou le *Decticus albifrons* (06, p. 307, et 09, p. 441), aurait le droit de se demander si les *Ephippigérides* et les *Decticides* ne font pas exception à la règle. Il y a tout lieu de croire que non. Toutes réserves faites sur l'attribution des rôles indiqués pour chaque muscle par un nom spécial : « adductor falcis », « adductor alter falcis », « abductor magnus terebrae », « abductor minus terebrae », attribution assez vague d'ailleurs et facilement arbitraire, on pourrait discuter la valeur de certaines données anatomiques fournies par l'auteur italien.

On a dit un mot du mode d'union des valvules inférieures, avec le reste de l'armature; elles sont d'après BERLESE à peu près, sinon tout à

fait, indépendantes Même remarque au sujet de leur musculature; ces pièces, au dire de l'auteur, « non hanno muscoli » (09, p. 442); seul un faisceau d'importance secondaire, le faisceau $\zeta_1$, les relierait à l'atrium vulvaire.

Or les dissections et les coupes pratiquées sur un grand nombre d'Insectes, et spécialement sur les *Decticides*, amènent à des conclusions tout autres. Chez tous les représentants de cette tribu soumis à l'étude (*Decticus albifrons*, *Decticus verrucivorus*, *Platycleis grisea* et *brachyptera*, *Antaxius Kraussi*, *Gampsocleis glabra*, etc....), on retrouve l'articulation de la valvule ventrale avec l'angle antérieur du neuvième tergite, par l'intermédiaire de la pièce triangulaire dont on a parlé. Cette pièce acquiert même chez les *Decticides* une netteté de contours et une rigidité qu'elle ne possède pas chez le *Locusta viridissima*.

On retrouve également chez les Decticides les muscles $\eta$ et $\theta$, FIG. **23**, qui, on le verra, jouent probablement le rôle d'antagonistes dans les mouvements de protraction des valvules ventrales. BERLESE a décrit ces deux faisceaux musculaires; mais il a fait du premier, $\eta$, un trait d'union entre le huitième sternite et l'acrotergite du neuvième segment, et du second, $\theta$, une simple bride musculaire de l'atrium. La fig. 488 (09) suffit d'ailleurs à prouver que dans l'esprit de l'auteur, ces deux muscles n'ont aucun rapport avec la valvule inférieure.

Quant au faisceau $\zeta_1$, on ne le rencontre ni dans les dissections, ni dans les coupes (1); il existe bien dans cette région des fibres musculaires entre-croisées, FIG. **10**, *fc*, mais ces éléments ne forment pas un faisceau compact et leur direction est surtout transversale.

γ. GLANDE ANNEXE DE L'OVIPOSITEUR. — Sous le nom de « glande annexe » on désigne ordinairement le tube glandulaire impair qui, chez la plupart des Locustiens, débouche à l'entrée de l'ovipositeur; FÉNARD (96) lui a donné le nom de « boyau oviductal ». Il y a lieu de préciser la nature et la structure de cet organe.

En jetant les yeux sur la FIG. **1**, ou mieux encore sur la FIG. **19**, on aperçoit immédiatement en arrière de l'apophyse transverse, *at*, entre les

(1) Dans une préparation unique ayant pour objet non un *Decticide*, mais le *Conocephalus mandibularis*, j'ai rencontré, en pratiquant des coupes transversales de l'ovipositeur, un faisceau musculaire dans les valvules inférieures; mais la présence de ce muscle dans la valvule droite seulement, la direction sinueuse de ses fibres, et l'absence de tout point d'attache à leur extrémité distale, me forcent à considérer le cas comme anormal.

pointes antérieures des valvules internes, un fragment de tube, *ga*, qui représente la partie basale de la glande en question; sa portion terminale, à parois plus minces, a été arrachée dans les manipulations.

Une coupe transversale pratiquée à ce niveau, FIG. **24**, montre le débouché de la glande annexe, *ga*; il est situé à l'extrémité d'une petite papille qui s'ouvre entre les deux valvules inférieures, *vi*. La glande elle-même, grâce à son trajet sinueux, a été intéressée plusieurs fois par le rasoir et le dessin de ces nombreuses sections remplit le haut de la figure.

Pour saisir les véritables rapports de cet organe avec les autres parties de l'appareil génital, il faut recourir aux coupes sagittales. La FIG. **1** indique bien ces rapports. Comme on peut le voir, la glande, *ga*, s'ouvre fort en arrière de la spermathèque, *sp*, et plus loin encore de l'oviducte commun, *oc*; dès maintenant il est donc permis de se demander si le terme de « boyau oviductal » proposé par FÉNARD doit être conservé.

Il suffira pour trancher la question de dire un mot du développement de la glande.

La FIG. **25** représente la coupe sagittale de la région génitale d'une larve du *Locusta viridissima*; l'Insecte a subi une mue et se prépare à effectuer la seconde. L'ovipositeur, *ovp*, à ce stade, mesure $1^{mm}$ 5 et, comme l'indiquent les contours de l'ancienne cuticule, n'est aucunement recouvert par la plaque sous-génitale. La chambre périvulvaire, *cpv*, ne mérite pas même ce nom; elle communique en effet largement avec l'extérieur. Entre l'ovipositeur et l'oviducte commun à peine ébauché, dont la nouvelle plaque sous-génitale, *ps*, indique l'emplacement, une invagination des téguments formera la spermathèque, *sp*. Plus en arrière, dans l'intervalle qui sépare les valvules inférieures, *vi*, des valvules internes, *vin*, une seconde invagination du même genre représente la glande annexe, *ga*, en voie de formation.

Il est bon de faire remarquer que l'invagination d'origine de l'appendice glandulaire ne se forme pas au fond du pli transversal désigné par les lettres *at*, mais sur le côté de ce pli, c'est-à-dire, en définitive, en arrière de l'invagination principale.

Or celle-ci occupe le fond du sinus qui sépare les valvules inférieures des valvules internes, autrement dit le huitième sternite du neuvième, et c'est l'épaississement local de ses parois qui formera l'apophyse transverse, *at*.

S'il est juste de considérer cette pièce chitineuse comme la limite anté-

rieure de l'ovipositeur et la limite extrême de la chambre périvulvaire, il est également logique et conforme aux données de l'anatomie, de désigner l'organe glandulaire qui débouche en deçà de cette limite, sous le nom de glande annexe de l'ovipositeur. On verra plus loin que la physiologie, de son côté justifie pleinement cette appellation.

La glande annexe de l'ovipositeur du *Locusta viridissima* comprend deux régions distinctes : une portion basale à lumière étroite et à cuticule épaisse, et une portion terminale, boursouflée, à lumière large chez l'adulte et à cuticule mince; la FIG. **24**, *ga*, donne une idée de cette différence de structure; il est nécessaire cependant d'entrer dans plus de détails.

La première région, la plus courte, offre peu d'intérêt. Elle représente le conduit excréteur de l'organe et, comme telle, est formée d'un épithélium cylindrique revêtu, à l'intérieur, d'une cuticule résistante et doublé d'une tunique musculaire assez développée; c'est elle qui subsiste dans les pièces traitées par une solution de potasse.

Le seconde partie, la plus longue, représente la glande proprement dite; son histologie, semble-t-il, est assez mal connue (1).

Unie à la spermathèque par une communauté d'origine, il est assez naturel que la glande annexe offre avec cet organe quelques ressemblances de structure. De fait on retrouve des deux côtés les mêmes éléments, FIG. **26** : une intima, *cu*, des cellules chitinogènes, *cc*, des glandes monocellulaires, *cg*, à vésicule collectrice parfois énorme et à canalicule excréteur très court, *c*, et enfin une tunique musculaire, *tm* (2). Une seule unité manque dans les parois de la glande annexe, les fibrilles de soutien si nombreuses dans l'épaisseur de la membrane spermathécale.

La structure des éléments glandulaires semble avoir complètement échappé aux auteurs qui ont étudié la glande annexe, LEYDIG excepté; en voici la raison probable. Au moment de la mue et pendant les premiers jours qui suivent, les parois de la glande sont formées d'un épithélium à noyaux nombreux et disposés sans ordre, que traversent des canalicules

(1) Au lieu d'un tube impair, on peut rencontrer chez le *Locusta viridissima* un organe bilobé dans sa portion terminale; cette disposition, tout à fait accidentelle, ne modifie aucunement la structure de la glande.

(2) Cette dernière donnée semble en opposition avec l'affirmation d'HENNEGUY (04), au dire duquel il n'existerait pas d'éléments musculaires dans les parois de ces sortes de glandes. La tunique musculaire dont il est ici fait mention, est en réalité peu développée et ne forme pas, à beaucoup près, un revêtement continu autour de l'organe. Dans les préparations obtenues en étalant une portion de la membrane glandulaire, on découvre un réseau de fibres musculaires isolées, rarement groupées deux à deux, dont les mailles sont irrégulières et très lâches.

excréteurs à peine visibles. Au bout de deux ou trois semaines les produits de l'activité glandulaire, en s'accumulant dans la lumière de l'organe, distendent les parois de ce dernier et obligent les deux sortes de cellules à prendre leur situation définitive; le noyau de la cellule chitinogène reste appliqué contre l'intima, celui de la cellule sécrétrice, au contraire, se rapproche de la tunique musculaire. Pendant ce temps la vésicule collectrice a accru son volume et le canalicule qui en déverse le contenu à l'extérieur, raccourci et dilaté tout à la fois, est devenu parfaitement visible.

Il n'est pas inutile de faire, à l'occasion de cette glande, une revision rapide des diverses tribus de Locustiens.

La tribu des *Phanéroptérides* offre un intérêt spécial par l'aspect boursouflé que prend chez elle la glande de l'ovipositeur et par la taille des éléments cellulaires qui en forment les parois.

On peut en juger en comparant les FIG. 26 et 27, dessinées au même grossissement et empruntées l'une au *Locusta viridissima*, l'autre au *Leptophyes punctatissima;* la longueur relative des canalicules excréteurs, *c*, est une des particularités saillantes.

L'*Odontura spinulicauda*, si proche par son aspect extérieur du genre *Leptophyes*, a, comme ce dernier, une glande annexe de longueur réduite, mais de structure normale. L'organe atteint chez l'*Isophya pyrenæa* et le *Barbitistes Fischeri* des dimensions analogues à celles qu'il possède chez le *Locusta viridissima;* par contre il est à peine visible ou manque complètement dans les deux espèces *Tylopsis liliifolia* et *Phaneroptera falcata.*

Par ce caractère, ces deux espèces se rapprochent donc des *Méconémides*, où l'absence des glandes annexes a été signalée par les premiers travailleurs. Les représentants de la tribu sont malheureusement peu nombreux et assez rares; il est donc difficile de dire si le *Meconema varium*, le seul *Méconémide* étudié jusqu'ici, offre bien le vrai type du groupe.

Une question intéressante se pose malgré tout au sujet de cet Insecte : y a-t-il chez lui régression de l'organe au cours de la vie larvaire ou bien l'invagination primitive des téguments signalée plus haut n'a-t-elle jamais lieu? Afin d'y répondre, des coupes sagittales ont été faites sur des larves à divers stades. Dès les premiers jours qui suivent l'éclosion, on voit apparaître dans la région hypodermique attenante aux valvules ventrales et aux valvules dorsales, deux mamelons destinés à former, le premier la spermathèque, le second la glande annexe de l'ovipositeur. Les deux massifs de cellules sont d'importance égale et n'offrent au début aucune trace de cavité interne.

Au stade larvaire qui suit la première mue, les deux ébauches continuent à se développer, mais d'une manière inégale; l'invagination hypodermique antérieure, qui donnera la spermathèque, acquiert sur l'invagination postérieure une supériorité notable en hauteur et en diamètre.

Chez la larve qui a subi la deuxième mue, c'est à peine si la glande annexe est encore visible, tandis que la spermathèque, à ce stade, est déjà nettement différenciée en ses deux parties constitutives : conduit tubulaire et réservoir sphérique.

Dans les quelques pages consacrées par Peytoureau (95) à l'étude du *Pseudophyllanax imperialis*, on ne trouve mentionnée nulle part la glande de l'ovipositeur; l'examen des pièces desséchées traitées par la potasse ne révèle, de fait, aucune trace de cet organe.

Il en est autrement chez les *Conocéphalides*, où l'existence de la glande annexe a été niée par un certain nombre d'auteurs, tels que Fischer (53), Girard (76), Fénard (96). L'appareil sécréteur existe, mais réduit à un cæcum relativement court, à paroi musculaire bien développée et qui demeure enfoui dans le tissu adipeux accumulé au voisinage de son débouché. Ainsi en est-il pour le *Conocephalus mandibularis* et le *Xiphidium dorsale* entre autres, dont l'organe glandulaire peut être isolé par la simple dissection.

Une coupe transversale pratiquée dans la région basale de la glande, fournit une image identique à celle que donnerait la même coupe chez la Locuste; le fond de l'acinus offre une structure plus spéciale.

Chez le *Conocephalus mandibularis*, par exemple, fig. **28**, la cellule épithéliale semble cumuler les fonctions, distinctes jusqu'ici, d'élément de soutien et d'organe sécréteur. Point de vésicule collectrice ni de canalicule excréteur visibles dans l'unité glandulaire, *cg*, mais des vacuoles et, dans la lumière de la glande, fréquemment un coagulum. Des fibrilles de soutien, *fs*, traversent l'épaisseur de la paroi et fixent la cuticule, *cu*, à la base de l'épithélium. Une tunique musculaire, *tm*, formée de fibres entrecroisées, recouvre entièrement l'ensemble.

Sans prétendre trancher d'une façon définitive la question de la valeur fonctionnelle de l'organe des *Conocephalus*, on peut conjecturer, d'après ses dimensions mêmes, que son activité doit être assez restreinte; il faudrait en dire autant au sujet du *Xiphidium dorsale*.

Il reste à faire, comme pour les *Méconémides*, l'histoire du développement de la glande annexe des *Conocéphalides*. Le résultat des recherches

est que l'invagination d'origine subit un accroissement normal durant les premiers stades de la vie; mais cette croissance se ralentit bientôt et, dès le début du troisième stade, c'est-à-dire après la deuxième mue, on observe une différence considérable entre l'état comparé de l'appendice chez le *Locusta viridissima* et chez le *Xiphidium dorsale*, si l'on prend cette espèce pour type.

Il y a peu de chose à dire au sujet des autres tribus de Locustiens. On retrouve une glande annexe bien développée chez les *Sagides (Saga serrata)*, les *Decticides (Decticus verrucivorus, Decticus albifrons, Thyreonotus corsicus, Platycleis grisea, Platycleis brachyptera, Thamnotrizon cinereus)*, les *Calliménides (Callimenus Pancici)*, les *Éphippigérides (Ephippigera areolaria, Platystolus surcularius)*, les *Hétrodides (Pycnogaster Graellsi)*, les *Gryllacrides (Gryllacris Artinii)* et les *Sténopelmatides (Troglophilus neglectus*, FIG. **15**, *ga)*; elle manque cependant chez l'*Oryctopus Bolivari* et, chez le *Dolichopoda Linderi*, elle est réduite à un cæcum peu profond sans fonctions apparentes.

b) *Valvules.* — α. ORIGINE ET SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE. — Dès sa sortie de l'œuf, la larve du *Locusta viridissima* offre à la base de l'abdomen et sur la face ventrale six mamelons qui sont l'ébauche des valvules de l'ovipositeur ou gonapophyses.

Deux d'entre eux sont portés par le huitième anneau abdominal et formeront les valvules inférieures; les quatre autres, situés sur le neuvième segment, donneront naissance aux valvules internes et aux valvules supérieures.

La base des valvules inférieures, à ce stade, couvre à peu près le cinquième du huitième sternite; celle des valvules internes se confond avec le bord antérieur du neuvième, et c'est du milieu de ce même sternite que naissent les mamelons destinés à devenir les valvules supérieures.

Une légère invagination des téguments se forme bientôt devant les gonapophyses inférieures; la lèvre antérieure de cette gouttière transversale, en se développant, donnera la plaque sous-génitale qui peu à peu s'étendra sur la base des valvules, FIG. **25** *ps*.

Ainsi en est-il pour la majorité des Locustiens, à l'exception peut-être des espèces offrant un développement anormal de l'ovipositeur, telles que l'*Eugaster Guyoni* et l'*Oryctopus Bolivari*. Une phrase de BÉRENGUIER (07, p. 4) porterait à croire que l'*Isophya pyrenæa* ferait aussi exception à

la règle générale. « Les sexes, dit l'auteur à propos de cet Insecte, ne peuvent se distinguer que vers la fin du stade de la première mue; l'oviscapte des ♀ est réduit à un petit renflement situé au-dessous de la base de l'abdomen » (l. c.). Cette phrase, il faut l'avouer, manque un peu de clarté. S'agit-il du stade qui précède la première mue proprement dite ou de celui qui la suit? Il est difficile de le dire. En second lieu, l'ébauche des gonapophyses n'apparaît pas dans le cours d'un stade larvaire, mais à l'époque de la mue. Enfin, d'autres *Phanéroptérides*, tels que le *Leptophyes punctatissima*, portent six mamelons bien visibles dès la sortie de l'œuf. Bref, l'affirmation de Bérenguier est sujette à revision.

La même réserve s'impose au sujet du *Scudderia furcata*, cet autre *Phanéroptéride*, étudié par Horton et Pemberton (15), chez lequel les appendices sexuels externes ne seraient visibles qu'à partir du quatrième stade larvaire!

Quelle est au juste la signification des pièces de l'ovipositeur? Les auteurs ne s'accordent pas sur ce point. Pour les uns (Lacaze-Duthiers, Haase, Grassi, Peytoureau, Heymons), les valvules seraient de simples modifications tégumentaires; pour d'autres, au contraire, elles seraient les homologues des appendices ambulatoires. Les partisans de cette dernière interprétation sont les plus nombreux; on peut nommer : Weismann, Ganin, Packard, Kraepelin, Kowalevsky, Dewitz, Huxley, Cholodkovsky, Bugnion, Wheeler, Verhoeff.

La question recevra sa solution définitive le jour où l'on aura prouvé que les gonapophyses dérivent directement des appendices abdominaux de l'embryon.

Wheeler (93), qui a fait l'embryologie du *Xiphidium fasciatum*, affirme la continuité des deux formations. « One embryo, dit-il, which had just completed katatrepsis still showed traces of all the abdominal appendages. The pairs on the eighth, ninth and tenth segments were somewhat enlarged. In immediately succeeding stages the appendages of the second to sixth segments disappear; the pair on the seventh disappear somewhat later. Up to the time of hatching the gonapophyses could be continuously traced, since in *Xiphidium* there is no flexure of the abdomen as in other forms to obscure the ventral view of the terminal segments » (p. 135).

Cette continuité n'est pas aussi évidente chez tous les embryons de Locustiens. Elle a été niée par plusieurs auteurs et des recherches personnelles m'inclinent à partager leur opinion. Les valvules ne se développent

pas sur les côtés du corps comme des membres, mais au centre du sternite, tout près de la ligne médiane. Elles doivent donc être considérées comme des productions secondaires, de simples modifications tégumentaires. On pourrait ajouter que l'objection déjà ancienne tirée de la présence de quatre membres sur le même segment n'a pas reçu jusqu'ici de solution satisfaisante; comment comparer les lamelles rigides qui forment les valvules dorsale et interne d'une lame de l'ovipositeur, à l'exopodite et à l'endopodite d'un appendice articulé de Crustacé? (1)

β. Développement. — Le développement postembryonnaire de l'ovipositeur est connu. On sait qu'il est parallèle à celui du corps de l'Insecte et demande environ trois mois; voici fixée dans un diagramme, l'histoire de cette double croissance, fig. 11 (2).

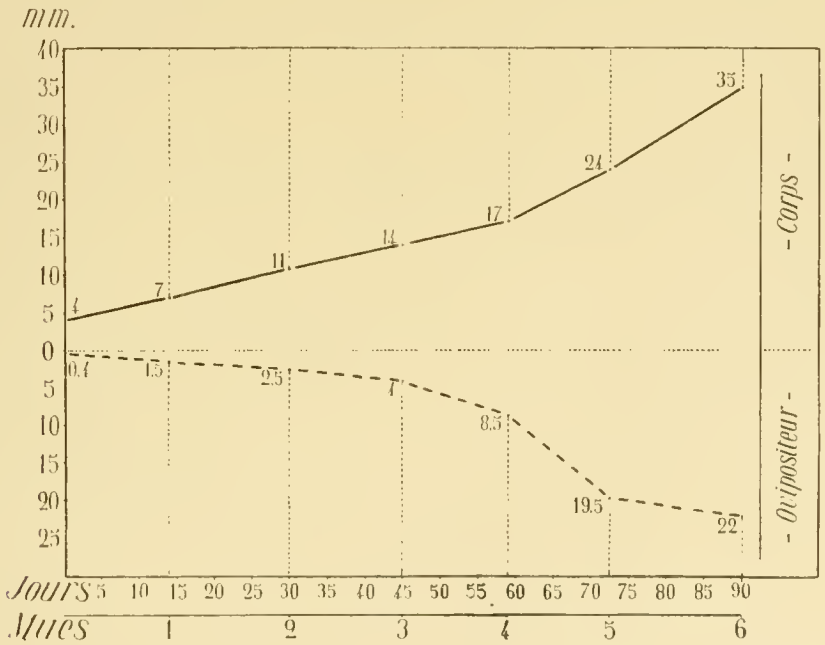



Fig. 11. Diagramme indiquant le développement comparé du corps et de l'ovipositeur du *Locusta viridissima* L.

Le nombre de jours nécessaire à l'animal pour devenir adulte a été mis en abcisses. Le *Locusta viridissima*, comme l'a montré Bérenguier (07),

(1) Il ne rentre pas dans le sujet de faire une étude détaillée de cette question; elle sera traitée plus au long dans un autre travail. Qu'il suffise pour le moment de mentionner les travaux d'Heymons (96 a-b), et ceux de Verhoeff (96, 97), où se trouvent exposés les principaux arguments allégués par les partisans des deux théories.

(2) Ce diagramme est une reproduction légèrement modifiée de celui qu'a tracé Bérenguier (08) dans son travail relatif à l'*Isophya pyrenæa*.

subit six mues séparées par un intervalle de temps de longueur variable, mais qui oscille généralement entre douze et dix-huit jours. Les chiffres inscrits en ordonnées représentent en millimètres les dimensions relatives du corps et de l'ovipositeur aux différents stades, comptées à partir d'un axe des abcisses commun; ce qui permet de calculer la longueur totale du corps de l'Insecte, en unissant les points correspondants des deux courbes.

Ainsi que l'indique le trait plein, la longueur du corps augmente d'abord progressivement, puis subit un accroissement brusque durant les deux derniers stades.

Le même fait s'observe dans l'allongement de l'ovipositeur, mais avec une différence intéressante à signaler.

A la lecture des nombres : 0 4, 1,5, 2,5, 4, 8,5, 19,5 et 22, on constate que l'ovipositeur double à peu près de longueur à chaque mue sauf à l'avant-dernière, où il dépasse de beaucoup cette mesure et atteint 19,5 $^{mm}$ au lieu de 16 $^{mm}$, quitte à rester en deçà à la dernière où il compte 22 $^{mm}$ au lieu de 32 $^{mm}$.

La longueur des valvules varie d'un individu à l'autre; les mesures prises sur une cinquantaine de *Locusta* fournissent une moyenne de 22 $^{mm}$; le minimum est 19,5 $^{mm}$, le maximum 25 $^{mm}$.

L'étude comparée du développement de *Locustiens* de tribus différentes permet de constater que la règle énoncée pour la croissance de l'ovipositeur est à peu près générale; mais, ce point mis à part, il est bien difficile de formuler une loi qui s'applique à tous les représentants du groupe.

Le nombre des mues, par exemple, est indépendant de la dimension du corps. Le *Locusta viridissima* et le *Leptophyes punctatissima* en comptent six l'un et l'autre, malgré la différence qui les sépare au point de vue de la taille. On en compte sept chez le *Thamnotrizon cinereus*, bien moins robuste que la Locuste, tandis qu'au contraire le *Meconema varium* est adulte après la cinquième mue (1).

La durée du développement n'est, elle-même, soumise à aucune loi. On vient de voir qu'elle avait été de 90 jours pour le *Locusta viridissima* dans un cas donné, mais le moindre changement dans les conditions d'éle-

(1) Au lieu de six mues, Bérenguier (07) en indique 5 pour le *Leptophyes punctatissima*. Si cette donnée est exacte, il faut en conclure que le nombre des mues chez une espèce donnée n'est pas fixe. Pantel et de Sinéty (19) ont signalé récemment chez les Phasmides la fusion et le dédoublement de certains stades postembryonnaires; il se peut que les Locustiens et beaucoup d'autres Insectes présentent la même particularité.

vage aurait conduit à des résultats fort différents. Une année le *Leptophyes punctatissima* parcourra le cycle larvaire en 63 jours, l'année suivante en 74. Le *Thamnotrizon cinereus* mettra successivement 75, 98 jours pour parfaire son évolution; le *Meconema varium*, 75 et 61.

Même variété dans la durée des intervalles qui séparent les mues. Quel est le facteur auquel revient le rôle principal dans l'accélération ou le ralentissement des phénomènes ecdysiaux? Jusqu'ici on s'est accordé à donner la première place à l'alimentation; une expérience tentée dans le but d'éclaircir ce point, semble prouver que la question de nutrition est secondaire pour les Locustiens et que le facteur le plus important est la chaleur. Voici les faits :

Dix larves du *Leptophyes punctatissima* écloses le 16 mai sont mises à part dans une cage d'élevage (cage n° 2), dont l'approvisionnement quotidien doit être spécialement soigné. D'autres larves en grand nombre, écloses la veille et l'avant-veille, sont placées dans une cage voisine où elles serviront de témoins (cage n° 1).

Tous les matins, de la nourriture fraîche est placée dans la cage n° 2 et les feuilles sont aspergées d'eau, dont les larves sont très avides. Le temps est brumeux; il y a peu ou point de soleil. La première mue dans la cage n° 2 a lieu le 29 mai, soit 13 jours après l'éclosion. Dans la cage voisine, elle a eu lieu la veille. Le 7 juin, c'est-à-dire 9 jours plus tard, s'effectue la deuxième mue dans la cage n° 2 et en même temps dans l'autre cage. Les derniers jours ont été meilleurs et le soleil s'est montré par intervalle. Mais voici que commence une période de temps magnifique; les Insectes prennent un long bain de soleil, tantôt étendus sur les feuilles, tantôt dressés sur leur longues pattes et dans les attitudes les plus bizarres. Aussitôt l'intervalle qui sépare les mues, diminue. La troisième s'opère dans les deux cages 7 jours après la seconde, la quatrième également (1). Les Insectes ont donc parcouru deux stades larvaires en 14 jours; il leur en avait fallu 13 pour parfaire le premier. Il est vrai que ce stade est toujours un peu plus long que les autres.

Le temps, fort beau durant les quinze derniers jours, se gâte de nouveau; la cinquième mue est en retard de plusieurs jours sur la précédente, mais elle est imminente, car depuis bien longtemps les bêtes n'ont pas mangé. Enfin le 3 juillet, nouveau rayon de soleil, dont les Insectes jouissent

(1) L'année suivante le même stade larvaire a duré 16 jours, c'est-à-dire plus du double.

toute la matinée. Vers le milieu de la journée, alors que la lumière est le plus intense et la chaleur très grande, cinq ou six larves de la cage n° 2 et autant de la cage n° 1 effectuent presque en même temps la cinquième mue. Il est impossible de ne pas voir le lien qui unit ce dépouillement insolite à l'action de la chaleur, d'autant plus que la dernière mue, préparée par un temps humide et pluvieux, se trouve, elle aussi, retardée jusqu'au 17 juillet, c'est-à-dire de 7 jours sur la troisième et la quatrième, et cela dans les deux cages.

L'explication qui se présente naturellement à l'esprit est la suivante : une sécrétion ecdysiale est nécessaire pour le clivage de la cuticule et cette sécrétion est favorisée avant tout par l'action du soleil. Telle est la raison pour laquelle on s'est demandé dans les pages qui précèdent, si les glandes monocellulaires hypodermiques ne prenaient pas une part essentielle aux opérations de la mue.

L'anatomie de l'ovipositeur, pendant les stades larvaires, suggère quelques remarques.

1. — On constate d'une manière générale que cet organe possède à l'état larvaire la forme qu'il aura chez l'imago. Il existe pourtant une exception pour deux tribus de Locustiens : celle des *Gryllacrides* et celle des *Sténopelmatides*. Chez les représentants de ces deux tribus, l'ovipositeur offre une particularité remarquable : les valvules supérieures recouvrent chez l'adulte les valvules inférieures, sinon sur la totalité, du moins sur une partie de leur longueur. Sans entrer, dès maintenant, dans les modifications de structure qu'entraine cette particularité, on peut se demander à quel moment de la vie larvaire s'opère le recouvrement susdit.

Chez les *Stenopelmatides*, le *Troglophilus neglectus* par exemple, les valvules inférieures sont recouvertes dès le troisième stade; chez les *Gryllacrides*, au contraire, elles restent visibles à l'extérieur jusqu'à l'époque de la dernière mue, grâce à une conformation spéciale de l'ovipositeur. Celui-ci, au lieu de demeurer droit ou faiblement arqué, s'incurve sur le dos de l'Insecte et son bord supérieur devient presque contigu aux téguments; c'est cette curieuse disposition que met sous les yeux la FIG. 29 ; elle représente l'extrémité abdominale d'une larve, probablement d'un subimago du genre *Gryllacris*.

2. — Les valvules, durant toute la durée de la vie larvaire, sont indépendantes les unes des autres et n'offrent, à l'exception des poils sensoriels, aucun accident externe. Comme on le dira tout-à-l'heure, c'est seulement chez l'adulte que s'effectue l'agencement des diverses pièces de l'ovipositeur.

3. — Au moment de la mue, la valvule de remplacement est logée en accordéon dans la gaine chitineuse formée par l'ancienne enveloppe. Rien ne donne une idée plus exacte de cette curieuse disposition qu'une section longitudinale, pratiquée dans l'ovipositeur d'une larve sur le point d'effectuer sa cinquième mue; on sait en effet qu'à ce stade, l'organe passe brusquement d'une longueur de 8,5 mm à 19,5 mm. La FIG. **30** représente une portion de coupe longitudinale de la valvule inférieure droite du *Locusta viridissima* parvenu à cet âge. La nouvelle cuticule $c_2$ forme sur les deux faces de la valvule des festons plus ou moins réguliers que recouvre, à la manière d'un pont, l'enveloppe chitineuse du stade précédent $c_1$. Les cellules épithéliales, *e*, serrées les unes contre les autres, sont réduites à leur minimum de volume, limitant une lacune centrale, *l*, dans laquelle troncs nerveux et trachées, *tr*, attendent le moment de se déployer.

Si rien dans la structure apparente du cordon nerveux ne laisse soupçonner l'extension considérable qu'il est sur le point de prendre, il n'en est pas de même pour le tronc trachéen. Les spires, formées par le filament chitineux qui le maintient béant, sont rapprochées les unes des autres au point de se toucher et, dans la lumière du tube, flotte librement l'ancienne cuticule trachéenne, aux spires lâches et déformées, que l'insecte doit abandonner avec sa dépouille.

4. — Enfin, et c'est la dernière remarque, l'ovipositeur amputé ne se régénère pas, mais les dimensions que prend à chaque mue le tronçon basal, correspondent à celles qu'il offrirait dans un développement normal. La pointe de l'organe conserve toujours plus ou moins la forme qui lui a été donnée par le coup de ciseaux.

## γ. Structure de l'ovipositeur complètement développé.

### 1. Grosse anatomie.

1. *Locustides.* — La forme extérieure de l'ovipositeur du *Locusta viridissima* est trop connue pour qu'il soit nécessaire de la rappeler. Dans les pages précédentes on a décrit les rapports qui unissent les valvules à l'armature interne; il s'agit maintenant de montrer les liens anatomiques qui existent entre les valvules elles-mêmes.

Si l'on se reporte à la coupe représentée par la FIG. **24**, on remarquera qu'à ce niveau, c'est-à-dire immédiatement en arrière de l'apophyse transverse, *at*, une seule paire de valvules a ses contours arrêtés, les valvules

inférieures, *vi*; leur paroi interne se confond avec les extrémités de l'apophyse, leur surface externe est prolongée par les téguments abdominaux.

Une section transversale du corps, pratiquée à quelques millièmes de millimètre en arrière, FIG. 31, nous montre cette fois les valvules inférieures, *vi*, complètement libres, mais affectant une forme qu'elles ne conserveront pas. Leur bord supérieur porte une légère saillie qui, logée dans une cavité creusée dans la paroi voisine, constitue une sorte d'assemblage à peine ébauché et bien différent de celui que l'on va décrire. Le reste de la figure représente une masse formée par la fusion des valvules supérieures et des valvules internes. Des premières, le rasoir a intéressé le bord antérieur, ainsi que le prouve l'existence dans la coupe de l'apodème, $a_1$, et celle du bord inférieur des lamelles, *bs*; les deux petites baguettes, *bi*, appartiennent au bord correspondant des lamelles internes.

Comme l'indique la présence de l'apophyse médiane, *am*, au centre de la figure, la région étudiée est celle où cesse l'armature interne et où vont commencer les valvules. La FIG. 32 donne le dessin d'une coupe pratiquée en pleines gonapophyses, à travers la portion moyenne de la pièce basilaire impaire de la fourche. Les valvules supérieures, *vs*, ont ici leurs contours définitifs, bien qu'elles ne soient pas encore indépendantes des valvules internes, *vin*, auxquelles elles sont largement soudées. On a donné le nom de fenêtre ovale, *fo*, à l'espace compris de chaque côté entre les deux lignes de soudure, parce qu'il affecte en réalité la forme ovale quand on considère l'ovipositeur *in toto*, FIG. 19, *fo*. Les valvules supérieures sont unies aux valvules internes par une mince membrane sur tout le pourtour de la fenêtre ovale et il faut déchirer cette membrane pour écarter de l'axe du corps les valvules supérieures. Dans la FIG. 19, la valvule supérieure gauche est seule dans sa position normale; celle de droite a été détachée de la pièce basilaire impaire par rupture de la membrane périovalaire.

A peu de distance de la région considérée, la pièce basilaire se divise en deux pour former la fourche et les valvules internes. La FIG. 33 donne l'image d'une section de l'ovipositeur pratiquée au niveau de la bifurcation.

Chacune des deux moitiés de l'organe de ponte, ou, si l'on veut, chacune des *valves*, se présente désormais sous la forme d'un croissant à concavité intérieure, décomposé lui-même en trois parties : la valvule supérieure, *vs*, la valvule inférieure, *vi*, et la valvule interne, *vin*.

Ce dessin d'ensemble, emprunté comme ceux qui précèdent à un imago fixé une demi-heure environ après la dernière mue, donne une idée bien

imparfaite encore de l'assemblage des lamelles. A ce stade de la vie de l'Insecte, en effet, la cuticule est mince et partant facilement déformable. Les gouttières longitudinales ornant le bord supérieur des lamelles inférieures, réduites au début à un simple pli, se sont ouvertes sous la poussée du sang, mais conservent encore des contours indécis. Dans une heure ou deux, saillies et crêtes seront nettement dessinées, la cuticule sera devenue rigide; elle n'atteindra toutefois son épaisseur définitive qu'au bout de deux ou trois semaines.

La FIG. 34 montre la transformation accomplie pendant ce laps de temps; elle est empruntée à la région moyenne d'un ovipositeur définitivement formé.

La valvule inférieure, *vi*, a un contour particulièrement compliqué dessinant dans son ensemble un triangle à sommet inférieur et engrené par sa base avec les deux autres pièces. Cette base est creusée de deux échancrures, correspondant dans l'espace à deux gouttières à rebords épatés et rentrants, où sont reçues deux baguettes de même forme, appartenant à la valvule interne, *vin*, et à la valvule supérieure, *vs*.

L'union des pièces subsiste jusqu'à l'extrémité de l'ovipositeur, où chacune des lamelles diminuant progressivement de hauteur se termine en pointe, les valvules internes n'atteignant pas tout à fait l'extrémité des autres valvules.

Telle est la grosse anatomie de l'ovipositeur du *Locusta viridissima;* on relèverait chez d'autres représentants de la tribu des caractères s'écartant légèrement du type décrit. Ainsi en est-il en particulier du *Decolya visenda,* ce Locustide minuscule aux membres antérieurs armés de longues épines, au pondoir comprimé et courbé en faucille.

Comme il ressort de l'examen de la FIG. 19, les valvules internes des *Locusta* ont pour bord dorsal commun une bande de chitine formant la séparation entre les deux fenêtres ovales. Cette tige plate diminue d'épaisseur à mesure que l'on se rapproche du point de bifurcation des deux lamelles Il en est autrement chez les *Decolya,* où s'observe une disposition nouvelle réalisée du reste chez un grand nombre d'autres Locustiens. Au lieu de s'amincir progressivement, la paroi dorsale de la fourche présente, immédiatement avant de se partager en deux, une zone d'épaississement considérable qui n'intéresse pas seulement la partie médiane, mais bien toute la face supérieure de la pièce basilaire. Une section transversale pratiquée dans cette région donne l'image reproduite par la FIG. 35, *pb*.

On comprend aisément l'importance d'une pareille disposition pour la rigidité de l'ovipositeur; deux autres particularités concourent au même résultat. La première consiste dans la présence sur le bord externe des valvules inférieures, *vi*, d'une crête vigoureuse qui, en s'appuyant contre la base des valvules supérieures, rend impossible tout écartement excessif des lamelles. La seconde est représentée par un assemblage accessoire des valvules dorsales, *vs;* l'une d'elles porte sur sa face interne et tout près de son bord supérieur une baguette longitudinale que reçoit une gouttière de la valvule opposée. Cette gouttière est assez large pour permettre l'écartement des deux pièces au moment du passage de l'œuf; elle est assez profonde d'autre part pour assurer un parallélisme parfait dans le mouvement de va-et-vient des deux valves l'une sur l'autre.

Ce double dispositif s'atténue d'ailleurs à mesure que l'on s'éloigne de la base de l'organe et l'on n'en retrouve aucune trace dans sa région moyenne.

2. *Phanéroptérides.* — L'ovipositeur des Phanéroptérides présente au point de vue anatomique une disposition très spéciale et d'autant plus intéressante à noter que la forme de l'organe de ponte dans la tribu est assez variable. On peut ramener à trois types principaux les ovipositeurs des *Phanéroptérides.* Très fortement recourbé et terminé en pointe mousse chez quelques espèces telles que *Tylopsis liliifolia*, *Phaneroptera quadripunctata*, *Phaneroptera falcata*, *Holochlora biloba*, le pondoir se redresse et s'appointe chez le *Leptophyes punctatissima* et l'*Odontura spinulicauda;* il est plus épais et presque droit chez le *Barbitistes Fischeri*, l'*Orphania denticauda* et l'*Isophya pyrenæa.*

Chez toutes les espèces citées les valvules internes sont soudées en partie aux valvules dorsales ou, plus exactement, la pièce basilaire de la fourche est si courte que la base des lamelles internes se confond avec la base de l'ovipositeur.

Une section transversale de la région fera comprendre cette particularité. La FIG. 36 empruntée au *Leptophyes punctatissima* donne le dessin d'une coupe menée à travers la base de l'ovipositeur, au même niveau que celle représentée par la FIG. 32, appartenant au *Locusta viridissima*. Il suffit de comparer les deux figures pour saisir aussitôt la différence. Tandis que chez les *Locusta* les valvules internes, *vin*, sont encore solidaires l'une de l'autre, elles sont complétement séparées chez les *Leptophyes.* Leurs rapports avec les valvules dorsales ne sont point modifiés pour cela et chez

les *Leptophyes* comme chez les *Locusta* les deux pièces communiquent largement par la fenêtre ovale, *fo*. Tout se passe donc, en définitive, comme si la fente longitudinale qui sépare les deux lamelles internes, avait été prolongée chez les *Phanéroptérides* jusqu'à la base de l'ovipositeur, divisant ainsi en deux parties la pièce basilaire elle-même.

Il est de fait que les coupes pratiquées dans la région moyenne de l'appareil rappellent de tout point le type classique. La FIG. 37 est relative à l'*Odontura spinulicauda*, la FIG. 38, au *Phaneroptera falcata*; l'*Orphania denticauda* et le *Barbitistes Fischeri* fourniraient une image intermédiaire.

La forme comprimée de l'ovipositeur entraîne cependant une légère modification dans l'assemblage des pièces; l'insertion de la valvule supérieure ne se fait plus, comme chez les *Locusta*, à côté, mais au-dessous de celle de la valvule interne et la queue d'aronde de celle-ci est remplacée dans la partie distale de l'ovipositeur par un simple crochet, FIG. 37, 38, *vin*.

3. *Méconémides*. — Les *Méconémides (Meconema varium, Cyrtaspis scutata, Thaumaspis trigonurus, Nicephora subulata)* possèdent un ovipositeur à peu près identique par la forme et par la structure; celui du *Meconema varium*, dont la FIG. 39 donne une coupe transversale, caractérise assez bien la tribu. On retrouve chez les *Méconémides*, au niveau de la bifurcation des valvules internes, le renflement demi-cylindrique signalé chez le *Decolya visenda*.

4. *Mécopodides*. — Il n'y aurait pas lieu d'insister sur la constitution de l'organe de ponte des *Mécopodides*, s'il n'était pas nécessaire de rectifier l'erreur commise par PEYTOUREAU (95), au sujet de l'articulation des valvules du *Platyphyllum giganteum*. D'après cet auteur, le *Pseudophyllanax imperialis* aurait un ovipositeur dépourvu de « rainures longitudinales d'assujettissement »; le simple examen de la FIG. 40 suffit à convaincre que cette espèce rentre dans le cas général. On peut en dire autant du *Mecopoda elongata*.

5. *Pseudophyllides*. — Les *Pseudophyllides* sont représentés dans ce travail par deux espèces seulement : le *Sathrophyllia rugosa* et le *Phyllominus nodulosus* tous deux munis d'un ovipositeur droit, court et fortement comprimé.

Ce qui caractérise surtout l'organe de ponte des *Pseudophyllides*, c'est sa constitution robuste.

Chez tous les Locustiens étudiés jusqu'ici, la membrane qui formait le feuillet inférieur de la fourche, FIG. 35, *pb*, était mince et déformable; on

observe, au contraire, chez les *Sathrophyllia* et les *Phyllominus*, un renforcement de cette membrane tout à fait spécial. Il existe dans la région médiane de la paroi chitinisée une barre rigide s'étendant de la base de l'apophyse médiane au point de bifurcation des valvules internes. Comme la face supérieure de la pièce basilaire est elle-même renforcée, il s'ensuit que toute la fourche atteint ici un maximum de solidité.

La barre chitinisée se présente dans les coupes, du moins dans la région moyenne de la pièce impaire, sous la forme d'un croissant à concavité tournée vers le bas, FIG. **41**, *r*. Sa largeur augmente à mesure que l'on se rapproche du point de bifurcation des valvules internes; à cet endroit elle se partage en deux moitiés qui, chacune pour son compte renforce le bord supérieur des lamelles désormais séparées, FIG. **42**, *r'*.

La FIG. **41**, due au *Sathrophyllia rugosa*, mérite de retenir l'attention à un autre point de vue. Il existe chez cette espèce, à la base de l'ovipositeur et de chaque côté de la pièce basilaire impaire, une cavité séparant les valvules dorsales de la fourche. Cette chambre, FIG. **41**, *c*, est creusée dans l'épaisseur du renflement ovalaire que forment d'ordinaire à la naissance des valvules supérieures les muscles de la fourche, et une longue fente longitudinale la fait communiquer inférieurement avec l'extérieur. Malheureusement les coupes, pratiquées sur des échantillons desséchés et traités par la potasse, ne permettent pas d'émettre une opinion sur la signification de ce détail anatomique. Une masse informe, FIG. **41**,? remplit l'intérieur de la cavité ; on la dirait formée de filaments enchevêtrés, bien distincts en tout cas des fibres musculaires voisines.

Une section transversale des valves dans la région moyenne de l'ovipositeur du *Sathrophyllia rugosa*, FIG. **43**, fait ressortir davantage encore la robuste constitution de l'organe dans la tribu. Les valvules internes, *vin*, de dimensions fort réduites, sont appliquées contre les valvules dorsales, *vs*, dont le bord inférieur se creuse pour les recevoir; un rebord très accentué de la gouttière articulaire, *vi*, limite également les mouvements des pièces assemblées.

6. *Conocéphalides*. — On trouve chez les *Conocéphalides* la forme droite de l'ovipositeur *(Conocephalus mandibularis, Conocephalus pallidus)* et la forme recourbée *(Xiphidium dorsale, Oxystethus pulcher)*. Deux traits caractérisent l'organe de cette tribu : la présence du renforcement basilaire de la fourche et la compression latérale des valves. Cette dernière particularité a pour résultat de ramener sur un même plan ou à peu près, le bord

inférieur des valvules internes et celui des valvules dorsales; c'est le cas du *Conocephalus mandibularis*, FIG. **44**; ou encore de réduire l'espace laissé vide à l'intérieur de l'organe de ponte; ainsi en est-il pour le *Xiphidium dorsale* et même pour l'*Oxystethus pulcher*, FIG. **45**.

7. *Sagides.* — L'ovipositeur du *Saga serrata*, FIG. **46**, n'offre de spécial au point de vue anatomique que la concavité exagérée des deux lames sur leur face interne; cette disposition est commandée par le volume considérable de l'œuf.

8. *Decticides.* — Dans une tribu aussi riche en représentants, il faut s'attendre à rencontrer toutes les formes d'ovipositeur. Fortement incurvé du côté dorsal chez l'*Anterastes Raymondi* et les divers *Platycleis* : *Platycleis grisea*, *Platycleis brachyptera*, etc., l'ovipositeur se redresse chez le *Decticus albifrons* et le *Decticus verrucivorus*. Il est tout à fait droit chez le *Thyreonotus corsicus* et se recourbe vers le bas chez l'*Antaxius Kraussi* et le *Gampsocleis glabra*. Cette variété de forme, toutefois, n'intéresse guère la structure et chez tous les *Decticides* mentionnés, y compris le genre *Decticus*, on retrouve, en dépit des affirmations de BURMEISTER (38), la disposition typique des différentes pièces. La seule particularité curieuse est offerte par les ovipositeurs infléchis où le jeu des valvules, rendu plus difficile par la forme même de l'organe, appelle quelques modifications dans le mode d'assemblage de ces pièces. On remarque dans les coupes transversales, comme c'est le cas pour la FIG. **47**, empruntée à l'*Antaxius Kraussi*, que la baguette d'articulation des valvules dorsales est très étroite et la rainure correspondante sur la valvule ventrale très large. Le moindre effort suffirait, dirait-on, pour désunir les lamelles.

9. *Calliménides.* — L'organe de ponte du *Callimenus Pancici*, FIG. **48**, attire surtout l'attention par la forme triangulaire de ses valvules inférieures, *vi*; il est, quant au reste, normalement constitué.

10. *Ephippigérides.* — L'*Ephippigera Brunneri*, le *Platystolus surcularius*, FIG. **49**, nous ramènent également au type connu.

11. *Hétrodides.* — A côté des espèces à ovipositeur normal, comme le *Pycnogaster Graellsi* ou le *Pycnogaster Bolivari*, la tribu des Hétrodides renferme des représentants dont les gonapophyses sont à peine développées.

L'*Eugaster Guyoni*, FIG. **50**, en fournit un exemple. Il a été dit plus haut à quelle époque se faisait chez les Locustiens l'assemblage définitif des valvules. Aussi longtemps que la dernière mue n'a pas eu lieu, les apophyses génitales forment des appendices indépendants les uns des autres

et dépourvus des ornements extérieurs qu'ils possédent chez l'adulte. Tous ces caractères, propres à l'état larvaire, se retrouvent dans l'ovipositeur de l'*Eugaster Guyoni*. Une section transversale de sa région moyenne, FIG. 51, fournit un dessin analogue à celui que donne la coupe de l'ovipositeur d'une larve quelconque; on y voit une mince enveloppe chitineuse autour de chacune des valvules qu'aucune trace d'assemblage ne réunit.

12. *Gryllacrides*. — Passer du genre *Eugaster* au genre *Gryllacris*, c'est rapprocher le type d'ovipositeur le plus simple du type le plus compliqué.

De prime abord, l'organe de ponte des *Gryllacrides*, qu'il s'agisse d'espèces à ovipositeur droit comme le *Gryllacris Artinii*, FIG. 52, ou d'espèces à ovipositeur recourbé, telles que le *Gryllacris abbreviata*, l'*Eremus Decolyi* et l'*E. elegantulus*, semble formé de deux valvules.

A la naissance de l'ovipositeur cependant, les quatres pièces sont bien visibles; le rebord latéral des lamelles ventrales est même si développé qu'il recouvre partiellement le bas des lamelles dorsales, FIG. 52, *vi*. A mesure que l'on s'éloigne de l'extrémité abdominale, on voit les bords de cette sorte d'auget diminuer de hauteur et, au niveau où la pièce basilaire impaire, FIG. 53, *pb*, se détache des valvules dorsales, *vs*, il ne reste plus, sur la face externe des valvules inférieures, *vi*, qu'un léger bourrelet indiquant la place de l'expansion latérale disparue.

La structure des gonapophyses à cet endroit s'écarte notablement de la description précédemment donnée. La base du triangle dessiné dans les coupes par les valvules inférieures, n'est pas horizontale mais verticale et porte une gouttière articulaire unique, destinée à recevoir la saillie correspondante des valvules internes, *pb*, encore fusionnées. C'est avec ces dernières que sont assemblées les valvules supérieures *vs*.

Les lamelles dorsales *vs*, ont elles-mêmes une forme assez spéciale. Leur bord inférieur, considérablement épaissi, au lieu d'être en partie caché par le contrefort latéral des valvules ventrales ainsi qu'on l'observe chez le *Decolya visenda*, FIG. 35 *vs*, et la plupart des autres Locustiens, déborde sur ces pièces et recouvre une portion de leur surface externe, FIG. 53, *vs*. Cette disposition anatomique se maintient, en s'exagérant, jusqu'au bout de l'ovipositeur et une coupe transversale menée dans la région moyenne de l'organe FIG. 54, montre les valvules inférieures complètement recouvertes par les valvules dorsales.

La même particularité se retrouve chez tous les *Gryllacrides* étudiés,

quelle que soit la forme de l'ovipositeur. Les FIG. 54 et 55 ont été empruntées à dessein au *Gryllacris abbreviata* et à l'*Eremus Decolyi* qui tous deux possèdent un organe de ponte recourbé en faucille. Les valvules inférieures, *vi*, sont réduites aux dimensions des valvules internes, *vin*, et, comme elles, deviennent intérieures. La baguette d'articulation des valvules supérieures, *vs*, qui constitue d'ordinaire le bord inférieur de la lamelle, occupe le milieu de sa face interne; elle n'atteint pas la pointe de l'ovipositeur.

En résumé, les valvules ventrales recouvrent partiellement les valvules dorsales à la base de l'ovipositeur; dans sa région moyenne, au contraire, les lamelles dorsales cachent complètement les lamelles ventrales.

13. *Sténopelmatides.* — Si l'on retrouve chez les *Sténopelmatides* quelques-uns des caractères de la tribu précédente, ils sont loin cependant d'y présenter la même homogénéité. Le genre le plus proche du genre *Gryllacris* est le genre *Dolichopoda*. Chez le *D. Linderi*, par exemple, les valvules supérieures masquent encore les lamelles inférieures, mais celles-ci demeurent très visibles, surtout à la pointe de l'organe. De plus, les lamelles des *Gryllacrides* avaient sensiblement la même longueur; chez le *Dolichopoda Linderi* les valvules internes sont très courtes et n'atteignent pas à beaucoup près la pointe de la tarière. Les valvules inférieures, au lieu de se rétrécir comme celles des *Gryllacrides*, restent normales jusqu'à leur extrémité.

Quant au mode d'assemblage des diverses pièces, il est ici tout-à-fait nouveau.

Une coupe transversale de la base de l'ovipositeur fournit une image à peu près semblable à celle que donnerait la même région chez un Locustien quelconque; un seul point diffère : chez le *Dolichopoda Linderi* les valvules supérieures sont libres et leur bord inférieur, légèrement recourbé vers l'intérieur, vient s'appuyer contre les valvules ventrales.

Sur le bord inférieur et externe des valvules internes, on retrouve toutefois le crochet signalé chez les *Gryllacrides*, FIG. 54 et 55, *vin*, indice certain d'une articulation. De fait, il existe un peu plus loin, sur la face interne des valvules supérieures et au premier tiers de leur longueur, comptée à partir de la base de l'ovipositeur, une tête d'articulation, mais d'un genre très spécial. La longue baguette articulaire est remplacée ici par un simple bouton allongé dans le sens de l'axe des valvules. La FIG. 56 reproduit le dessin d'une coupe des gonapophyses faite à ce niveau. Elle rappelle par plus d'un trait l'image fournie par une section de *Gryllacride* : même mode

général d'assemblage et même tendance chez les valvules supérieures à déborder sur les lamelles inférieures; mais le parallélisme est bien vite rompu et, quelques microns plus loin, les valvules dorsales redeviennent libres tout en continuant à s'étendre sur les lamelles inférieures qu'elles recouvrent bientôt complètement. La FIG. **57** indique les rapports qui unissent entre elles les apophyses génitales dans la région moyenne de l'ovipositeur.

Bref, ce qui caractérise l'appareil du *Dolichopoda Linderi*, c'est la présence d'un seul point de contact entre les valvules dorsales et les autres lamelles. L'indépendance des lamelles supérieures devient complète chez le *Troglophilus neglectus* dès qu'on s'éloigne de leur point d'insertion.

La ressemblance entre l'ovipositeur des *Troglophilus*, FIG. **58**, et celui d'un *Gryllacride*, FIG. **52** est surtout extérieure. Si les lamelles dorsales, FIG. **58** et **59**, *vs*, masquent chez le *Sténopelmatide* toutes les autres pièces, celles-ci sont, par contre, fortement réduites. Les valvules inférieures, FIG. **59**, *vi*, sont étroites et courtes et les valvules internes, *vin*, sont représentées par une simple épine qui prolonge de chaque côté du corps la pièce basilaire impaire, *pb*.

Si l'on mène une coupe à travers la base de la fourche, *pb*, on obtient une image analogue à celle de la FIG. **53**, relative au *Gryllacris Artinii*; au lieu d'être libres comme celles du *Dolichopoda Linderi*, les valvules supérieures du *Troglophilus neglectus* sont articulées avec la pièce basilaire impaire; mais cet assemblage cesse bientôt d'exister et une section de l'ovipositeur, pratiquée immédiatement en arrière de la fourche, FIG. **60**, montre les valvules inférieures, *vi*, entièrement isolées au milieu de la cavité formée par l'accolement des valvules supérieures, *vs*.

L'existence d'une gouttière articulaire sur le bord dorsal des valvules inférieures, *vi*, bien que légitimée par le voisinage de la fourche, soulève cependant une difficulté. Le modelage parfait de cette gouttière requiert, semble-t-il, la présence d'une tête, ou mieux d'une baguette articulaire de forme correspondante. Or, la figure le prouve, les valvules internes sont trop courtes pour permettre au modelage de se faire au moment de la mue sur toute la longueur de la rainure. Il faut donc croire à la possibilité, dès cette époque, de mouvements de va-et-vient de la fourche sur les lamelles inférieures, et la question se pose de savoir si ces glissements longitudinaux n'ont pas lieu de fait chez tous les *Locustiens* au moment de la mue, malgré la faiblesse relative des muscles de l'ovipositeur à ce stade de la vie de l'Insecte.

Chez le *Troglophilus neglectus*, la rainure articulaire des valvules inférieures est d'ailleurs assez courte et cesse à la base du ressaut formé par le bord supérieur de ces lamelles, FIG. 59, *vi*, à peu de distance de l'extrémité de la fourche. On peut voir, FIG. 61, que dans leur région moyenne, les valvules, *vi*, ne présentent plus trace d'articulation.

La réduction des pièces de l'ovipositeur atteint son maximum chez un dernier représentant de la tribu des *Sténopelmatides*, l'*Oryctopus Bolivari*. Vu par la face ventrale, FIG. 62, *A*, l'appareil externe se présente sous la forme de courts appendices, au nombre de quatre, et séparés par un intervalle assez considérable sur la ligne médiane. Les appendices les plus rapprochés du centre, *vi* représentent les valvules inférieures; les plus éloignés, *vs*, les valvules supérieures; on ne trouve aucun vestige de lamelles internes. La FIG. 62, *B*, donne la vue latérale de cet ovipositeur rudimentaire; les pièces en sont bien superposées, mais sans contracter entre elles la moindre union. Vu la disproportion qui existe entre l'organe de ponte et le volume de l'œuf, il faut, dès maintenant, refuser au premier toute valeur fonctionnelle.

### 2. Anatomie microscopique.

On peut diviser cette étude en deux parties et consacrer la première à l'histologie des régions internes, la seconde à la description de l'enveloppe chitineuse des valvules.

1° HISTOLOGIE. — Les coupes transversales des valvules laissent voir une lacune sanguine limitée à l'extérieur par l'épithélium tégumentaire et où baignent des cordons nerveux et des trachées. Il suffira de quelques lignes pour décrire ces éléments d'abord chez les *Locustides*, puis dans les autres tribus.

1. *Locustides*. — La lacune sanguine forme dans chacune des lamelles une cavité qui a la longueur de la valvule elle-même, FIG. 30, *l*; à part quelques brides d'origine épithéliale ou de rares trachéoles qui, de distance en distance FIG. 34 forment trait d'union entre les parois, rien ne s'oppose à la circulation du sang.

Les éléments nerveux qui desservent les pièces de l'ovipositeur dérivent du ganglion anal. Il n'existe ordinairement par valvule qu'un nerf principal, FIG. 34, *cn*, formé par la réunion des fibres dont l'extrémité constitue les origines sensorielles tactiles de l'ovipositeur. Le cordon nerveux des

valvules internes est de tous le moins important, au point d'être quelquefois difficile à découvrir.

Les nerfs occupent le centre de la lamelle; ils sont accolés aux troncs trachéens.

La distribution des trachées est assez variable. Dans une coupe transversale intéressant la base de l'ovipositeur, FIG. **31**, on rencontre chez le *Locusta viridissima* huit troncs trachéens, *tr*, distribués de la façon suivante : quatre assurent la respiration des tissus dans la région encore indivise qui va former les valvules dorsales et les valvules internes, les quatre autres, par groupes de deux, sont logés dans les valvules inférieures, *vi*.

La FIG. **32** montre de quelle façon s'opère la répartition des trachées de la première catégorie dans les lamelles supérieures et les lamelles internes; les troncs qui dans la FIG. **31** occupaient la partie supérieure de l'ovipositeur se retrouvent dans les valvules dorsales, les autres desserviront les valvules internes.

A l'extrémité des apophyses génitales l'appareil trachéen diminue peu à peu d'importance; ses dernières ramifications disparaissent au milieu de l'épithélium tégumentaire, sans doute dans des cellules trachéolaires.

Le long de leur parcours, les trachées sont parfois entourées de tissu adipeux; les œnocytes ne s'y rencontrent jamais.

Il y a peu de chose à dire sur l'épithélium qui circonscrit la lacune sanguine et dont l'activité fournit l'enveloppe chitineuse.

Cylindrique et très élevée au moment de la dernière mue, FIG. **32**, *e*, la cellule épithéliale élabore en quelques jours la cuticule; au moment où s'achève sa tâche, elle est pavimenteuse ou cubique, FIG. **34**, *e*. Au milieu des cellules épithéliales sont disséminées des glandes monocellulaires analogues à celles de la chambre périvulvaire.

2. *Autres tribus de Locustiens.* — La structure interne des valvules est trop uniforme pour nécessiter une étude détaillée de chaque tribu. Voici les particularités les plus saillantes relevées chez les représentants des divers groupes apparentés aux *Locustides*.

Une première remarque porte sur les dimensions des éléments nerveux. On a vu que les valvules internes du *Locusta viridissima* étaient parcourues par des cordons nerveux de faible diamètre dont la médiocre importance est sans aucun doute proportionnée au petit nombre des origines tactiles. La tribu des *Gryllacrides* fait seule exception à ce que l'on peut appeler la règle générale, et dans les coupes transversales de l'ovipositeur

du *Gryllacris abbreviata* entre autres, on remarque l'existence d'un cordon nerveux de fort calibre dans les valvules internes, FIG. **54**, *cn*.

Deux types, le *Conocephalus mandibularis* et le *Troglophilus neglectus*, présentent en outre une structure spéciale de l'épithélium chitinogène. Un examen attentif de la FIG. **44**, empruntée à la première de ces deux espèces, permet de découvrir sur la face externe des valvules supérieures, *vs*, et des valvules inférieures, *vi*, immédiatement au-dessous de la cuticule, un épithélium, *eg*, d'aspect anormal, caractérisé surtout par la hauteur de ses éléments. Cette région de l'hypoderme est, en effet, particulièrement riche en cellules glandulaires, comme le prouve la grande quantité de canalicules excréteurs, ténus et légèrement sinueux, que l'on voit déboucher sur la face externe des deux valves. Personne n'ignore que l'ovipositeur des *Conocephalus* est à la fois un des plus longs et des plus grêles que l'on rencontre dans la famille des *Locustiens* (1); la présence d'éléments glandulaires en si grande abondance sur la face externe de cet organe, ne serait-elle pas un argument de plus en faveur du rôle joué par les glandes hypodermiques dans les phénomènes ecdysiaux.

Le cas du *Troglophilus neglectus* est bien différent. Ce n'est plus sur la face externe de l'ovipositeur, mais sur la face interne seulement que sont localisées les glandes unicellulaires. Le tissu glandulaire y prend un développement considérable sur la paroi interne des valvules dorsales, ainsi que permet d'en juger la FIG. **60** *eg*. Au niveau intéressé, c'est-à-dire à l'extrémité distale de la fourche rudimentaire, les glandes tapissent la paroi de la lamelle sur toute sa hauteur; dans la région moyenne de l'ovipositeur, FIG. **61**, elles ne forment plus qu'une bande étroite, *eg*, au voisinage de son bord inférieur; on dira plus loin quelles modifications subit la cuticule à cet endroit.

Ce n'est pas la seule particularité que présente l'hypoderme du *Troglophilus neglectus*. La face inférieure de la pièce basilaire, FIG. **15**, *pb*, tout comme la paroi interne des valvules ventrales, FIG. **60**, *vi*, est garnie, même chez l'adulte, d'un épithélium festonné *ef*, de signification inconnue. Lorsque, par suite d'une fixation exagérée, l'épithélium chitinogène ordinaire se détache de la cuticule à laquelle il a donné naissance, l'épithélium festonné

(1) Certains *Conocéphalides* d'Amérique possèdent un ovipositeur d'une longueur vraiment étonnante. Le *Copiophora cultricornis* PICTET, dont le corps mesure 4,2 cm., a un ovipositeur de 7,2 cm., et le *C. brevirostris*, dont les dimensions oscillent entre 3,7 cm et 4,3 cm., atteint pour l'ovipositeur une longueur qui varie entre 6,2 cm. et 7,4 cm.

reste uni à la chitine par des tractus, FIG. 60, *t*, qui sont colorés comme elle par les colorants plasmiques; il est difficile de dire s'il s'agit là d'un artefact ou d'une structure normale (1).

2° DESCRIPTION DE L'ENVELOPPE CHITINEUSE. — La cuticule qui forme la partie résistante des valvules offre, en plus des accidents extérieurs qui la caractérisent dans les différentes espèces, des détails de structure intéressant la physiologie de l'ovipositeur; il est donc nécessaire de l'étudier à ce double point de vue.

1. *Détails de structure.* — La cuticule de l'organe de ponte du *Locusta viridissima* servira de base à l'étude de cette formation; elle présente les caractères communs à la majorité des cas. Très nettement stratifiée dans ses parties les plus récentes, FIG. 34, la cuticule, *c*, prend un aspect parfaitement homogène à la superficie où elle se couvre d'une couche vernissée dont l'épaisseur est souvent indiquée dans les coupes par un double trait. Épaisse et résistante sur la face externe des valvules, et plus encore au voisinage de l'articulation, la chitine s'affaiblit sur leur face interne. La diminution d'épaisseur peut s'étendre à toute la surface, c'est le cas des valvules internes et des valvules inférieures, ou n'intéresser qu'une région, comme on l'observe dans les valvules supérieures. Chez ces dernières, la paroi interne demeure rigide dans sa partie centrale, mais s'amincit à ses deux extrémités.

Que deviennent ces caractères dans les autres tribus de Locustiens? L'affaiblissement de la paroi interne des valvules est de règle chez les *Phanéroptérides;* le *Phaneroptera falcata*, FIG. 38, peut servir d'exemple. Mais ce n'est pas la seule particularité qu'offre la cuticule. Comme l'indiquent les coupes reproduites par les FIG. 37, 38, la cavité interne de l'ovipositeur est très étroite au niveau de l'articulation des différentes pièces, et la moindre pression latérale exercée sur les lames suffirait à mettre en contact les valvules internes et les valvules inférieures des deux valves. Or, la région des lamelles qui fait saillie à l'intérieur est recouverte d'une couche de chitine incolore, peut-être très dure, FIG. 63, *ci*, formant coussinet sur toute la longueur de l'ovipositeur; la présence de cette assise au-dessus d'une cuticule homogène et rigide s'explique sans doute par une double phase dans l'activité chitinogène des cellules hypodermiques; l'ordre de superposition des deux formations n'en reste pas moins exceptionnel chez les Locustiens.

(2) Il a été question plus haut, dans l'étude de la chambre périvulvaire, d'une particularité analogue; il semble légitime d'étendre au cas présent les conclusions données à cette occasion.

Autre remarque intéressant cette fois les valvules dorsales, FIG. **38**, *vs*. En suivant le contour extérieur de ces pièces, on aperçoit comme une double solution de continuité dans la cuticule qui forme leur face interne : l'une près du bord supérieur de la lamelle, l'autre à quelque distance de son bord inférieur. Cet aspect est dû à l'existence de deux bandes longitudinales de chitine molle qui relient, sur toute la longueur de l'appendice, la partie rigide de la paroi interne aux bords extrêmes de la valvule. La FIG. **63** reproduit, légèrement agrandie, la partie moyenne de la FIG. **38**; les deux promontoires de cuticule solide sont unis par un pont de substance malléable, *cm*, qui assure l'élasticité de la paroi valvulaire. On trouve un dispositif analogue, mais plus simple, dans les valvules inférieures du *Tylopsis liliifolia*.

L'enveloppe chitineuse de la tarière du *Meconema varium* FIG. **39**, se fait remarquer par une dureté spéciale, qui ajoute encore aux difficultés que présente l'exécution des coupes à travers cet organe; la paroi externe des valvules est particulièrement friable.

La solidité des gonapophyses est assurée dans la tribu des *Mécopodides* par un autre moyen. La cuticule externe des valvules supérieures et inférieures du *Pseudophyllanax imperialis*, FIG. **40**, *vs*, *vi* porte des épaississements mamelonnés qui font saillie dans la lacune sanguine et donnent aux coupes de cette région l'aspect dentelé rendu par la figure. Ces épaississements se forment à la base des poils sensoriels; ils peuvent n'intéresser qu'une face de la lamelle ou gagner par leur développement exagéré la surface opposée; leur soudure avec cette dernière aura pour conséquence de supprimer l'élasticité de l'enveloppe cuticulaire.

Cette curieuse disposition offre son maximum d'intérêt chez les *Pseudophyllides*. Dans l'ovipositeur du *Sathrophyllia rugosa*, FIG **43**, les piliers chitinisés sont si nombreux et si épais que les deux parois de la valvule supérieure, *vs*, ne forment plus qu'une seule pièce. Cette modification n'affecte pas les autres valvules; leur volume restreint la rendrait inutile; la rigidité, déjà très grande grâce à l'épaisseur des parois valvulaires, est encore augmentée par la nature même de la chitine dont la teinte sombre révèle la dureté.

Bien que fort épaisse, la cuticule des *Conocéphalides* est loin d'offrir la même résistance; sa couleur claire contraste avec celle de l'organe des *Pseudophyllides*. Il est vrai que l'on retrouve dans les valvules inférieures du *Conocephalus mandibularis*, FIG. **44**, *vi*, les piliers de chitine signalés

dans les genres *Pseudophyllanax* et *Sathrophyllia*; mais si l'enveloppe des lamelles ventrales est de ce fait rendue indéformable, celle des valvules dorsales *vs*, par contre, présente au niveau de la trachée, *tr*, et du côté interne, une bande de chitine molle, *cm*, qui lui permet de modifier sa courbure.

La structure de la cuticule de l'ovipositeur des *Sagides*, des *Decticides*, des *Calliménides*, des *Ephippigérides* et des *Hétrodides*, rappelle par ses caractères celle de cette formation chez les *Locustides*.

Dans la tribu des *Gryllacrides*, la rigidité des appendices est assurée par le même dispositif anatomique que dans celle des *Pseudophyllides* étudiés; les deux parois des lamelles dorsales sont unies par des points de soudure, FIG. 54 55. Les autres valvules peuvent modifier leurs contours sous la pression de l'œuf ou la poussée du sang; les lamelles internes en particulier ont la région moyenne de leur paroi intérieure constituée par une cuticule assez mince et flexible. L'existence de cette bande de faible résistance est bien mise en évidence dans la FIG. 55, qui a trait à l'*Eremus Decolyi*.

L'étude de l'enveloppe cuticulaire de l'ovipositeur des *Sténopelmatides* met en lumière deux traits caractéristiques dont l'importance sera soulignée dans la partie physiologique du présent travail.

A la base de l'organe de ponte du *Dolichopoda Linderi*, FIG. 56, la paroi interne des valvules internes, *vin*, et des valvules inférieures, *vi*, est d'une minceur inusitée; celle des valvules inférieures est de plus si ample, qu'à l'état de repos, elle forme de nombreux plis longitudinaux.

Le second caractère, spécial au *Troglophilus neglectus*, est la présence de perforations nombreuses dans la cuticule qui tapisse la région glandulaire des valvules dorsales FIG 60, *vs*. Les canalicules des glandes hypodermiques y forment, à leur passage à travers l'enveloppe de chitine une dilatation ovoïde ou sphérique où s'accumulent probablement les produits sécrétés; l'accolement de ces cavités donne à la cuticule la structure ajourée que rend assez bien la FIG. 64.

Dans la région moyenne de l'ovipositeur, le *Dolichopoda Linderi*, FIG. 57, et le *Troglophilus neglectus*, FIG. 61, reprennent les caractères typiques.

2. *Accidents extérieurs.* — Sous ce titre se rangent deux catégories d'éléments : les dents et les poils sensoriels.

La description détaillée des dents dont sont ornés les ovipositeurs de

la plupart des Locustiens, sur la majeure partie de leur longueur, n'offre qu'un intérêt médiocre si l'on fait abstraction du rôle que peuvent jouer ces formations dans la physiologie de la ponte.

Envisagée sous cet aspect, la question mérite, au contraire, une attention spéciale et, sans entrer dans de minutieux détails, il peut être utile de relever les caractères que présentent à ce point de vue, d'abord les parties externes des valvules, puis la portion de leur paroi interne destinée à entrer en contact avec l'œuf.

La dentelure externe des valvules peut avoir un rapport avec le milieu auquel l'insecte confie ses œufs. Inutiles, apparemment du moins, si l'animal pond en terre, les dents prennent une tout autre importance s'il doit fendre une écorce ou creuser un trou afin d'y déposer ses œufs.

Une première constatation semble bien générale : le bord supérieur des valvules internes est lisse ; quant au bord inférieur, on sait qu'il se modifie en vue de l'assemblage.

Il n'en est pas de même pour les lamelles dorsales ou supérieures et les lamelles ventrales.

Les unes et les autres, il est vrai, sont lisses chez le *Locusta viridissima*, mais chez d'autres *Locustides*, le *Decolya visenda* entre autres, on voit apparaître des dents très faibles sur le bord supérieur et à l'extrémité des valvules dorsales.

Dans aucune tribu de Locustiens, la dentelure de l'organe n'est aussi développée que dans celle des *Phanéroptérides*. Ici, en effet, valvules supérieures et inférieures sont fortement armées. Très grandes et à pointes aiguës chez les *Barbitistes Fischeri* et *Berenguieri*, l'*Isophya pyrenæa* et l'*Orphania denticauda*, les dents s'atténuent et deviennent en même temps plus régulières chez le *Tylopsis liliifolia* et le *Phaneroptera quadripunctata;* chez ce dernier les festons réguliers que forme le contour des dents sont eux-mêmes ornés de nombreuses denticules. Les valvules dorsales de l'*Odontura spinulicauda* et du *Leptophyes punctatissima* ne portent plus que de simples mamelons ; mais le bord inférieur des lamelles ventrales y est découpé en scie, dont les dents aiguës et rapprochées à intervalles réguliers ont la pointe orientée vers la base de l'ovipositeur.

Les *Méconémides*, *Meconema varium*, *Nicephora subulata* et *Thaumaspis trigonurus*, ont le bord supérieur et le bord inférieur des valvules absolument inerme.

Il en est de même pour les *Mécopodides* : *Mecopoda elongata* et *Pseudophyllanax imperialis*.

L'organe des *Pseudophyllides (Sathrophyllia rugosa, Phyllominus nodulosus)* est lisse, sauf dans la région moyenne et sur le bord supérieur, où l'on retrouve une scie analogue à celle des *Odontura* ou à celle des *Leptophyes* et orientée de la même manière.

Les *Conocephalus mandibularis* et *pallidus*, l'*Oxystethus pulcher*, les *Xiphidium bivittatum* et *maculatum*, ont l'ovipositeur uni sur ses deux bords; seul parmi les *Conocéphalides* étudiés, le *Xiphidium dorsale* a les deux paires de valvules externes garnies de denticules petites et irrégulières.

On s'attendrait à rencontrer sur la tarière du *Saga serrata* une armure épineuse en rapport avec celle que présentent les autres régions du corps; en réalité les épines y sont localisées à l'extrémité de l'ovipositeur et sur les deux lamelles externes de chacune des valves; elles sont peu nombreuses, mais nettement prononcées.

Les *Decticides* offrent une particularité nouvelle. Les deux lames du *Decticus verrucivorus* et surtout celles du *D. albifrons* sont couvertes dans leur portion terminale de petits tubercules distribués irrégulièrement, non seulement sur leurs bords, mais encore sur leurs faces latérales. Toute ornementation disparaît chez le *Thyreonotus corsicus*, les *Thamnotrizon cinereus* et *femoratus*, l'*Anterastes Raymondi*, l'*Antaxius Kraussi* et le *Gampsocleis glabra*. Le bord dorsal est lisse chez les *Platycleis*; le bord ventral présente une dentelure très nette et caractéristique, celle d'une scie, orientée comme dans les genres *Odontura*, *Leptophyes* et *Sathrophyllia*, vers la région antérieure du corps de l'Insecte. Assez faibles chez le *Platycleis Saussureana*, les saillies s'accusent chez le *P. brachyptera* et sont très développées chez le *P. Grisea*. Les épines sont également localisées sur les valvules inférieures dans l'ovipositeur des *Calliménides (Callimenus Pancici)*, où elles ont d'ailleurs le caractère banal d'une simple ornementation.

La forme inerme et la forme denticulée se rencontrent également chez les *Ephippigérides*. A la première catégorie d'ovipositeurs appartient celui des *Ephippigera vitium*, *areolaria* et *biterrensis*; à la seconde celui de l'*E. rugosicollis* et du *Platystolus surcularius*, dont l'extrémité postérieure est ornée de dents irrégulières et distribuées sans ordre.

L'organe du *Pycnogaster Graellsi* est lisse; on a vu que chez un autre *Hétrodide* à ovipositeur rudimentaire, l'*Eugaster Guyoni*, FIG. 50, il en était également ainsi.

Même remarque au sujet des *Gryllacrides*: les lames du *Gryllacris Artinii*, FIG. 52, ne portent aucun accident extérieur; il faut en dire autant des autres espèces étudiées.

Tout autre est l'aspect de l'organe de ponte des *Sténopelmatides*. Si la valve dorsale y est lisse, la valvule ventrale y est, au contraire, profondément découpée. Le *Dolichopoda Linderi* a les lamelles inférieures ornées de dents grandes et irrégulières, dont la pointe est dirigée en avant; l'orientation est moins nette chez le *Troglophilus neglectus*, FIG. 59, *vi*, mais la dentelure atteint ici son maximum de développement.

On voit, d'après ce qui précède, que le bord externe des lames offre des contours assez variés. Une même tribu et souvent un même genre peuvent grouper des espèces à ovipositeur inerme et d'autres à ovipositeur denticulé. Cette diversité est beaucoup moindre si, au lieu des dents qui ornent les bords des valvules, on étudie celles qui recouvrent la face interne des mêmes pièces.

La présence d'aspérités dans la portion de paroi tubulaire destinée à entrer en contact avec l'œuf est, semble-t-il, générale; mais ici encore on trouverait tous les intermédiaires entre la simple crête à peine accentuée et l'épine nettement individualisée. Le plus souvent les saillies chitinisées affectent la forme d'écailles. Elles sont disposées en séries obliques et, suivant que leur pointe est mousse ou plus ou moins aiguë, peuvent être comparées aux écailles d'un poisson ou à celles d'une inflorescence de pin. Le *Xiphidium dorsale* représenterait assez bien le premier des deux types; l'*Orphania denticauda* et le *Phaneroptera quadripunctata* rappelleraient le second. Une seule tribu se signale par la taille des éléments en question, c'est la tribu des *Gryllacrides*. La FIG. 65 donne l'aspect de la face intérieure des valvules internes, *vin*, et inférieures, *vi*, du côté gauche de l'ovipositeur chez le *Gryllacris Artinii*. L'orientation des dents est nette; toutes ont la pointe dirigée vers l'extrémité de l'ovipositeur; il en est ainsi chez tous les Locustiens. On remarque de plus que la valvule inférieure, *vi*, est seule complètement garnie d'épines sur sa face interne, tandis qu'une large bande absolument lisse forme la région moyenne de la paroi de la valvule interne, *vin*. Les coupes transversales, FIG. 55, *vin*, montrent qu'au niveau de cette bande, la chitine est plus faible et, partant, susceptible de se déformer sous la poussée du sang ou sous la pression de l'œuf.

On peut voir sur cette même figure, relative à l'*Eremus Decolyi*, que les dents font défaut sur la face interne des valvules dorsales, *vs*; il arrive assez souvent, cependant, que cette paroi est denticulée dans sa région supérieure, sur toute la surface que laissent à découvert les lamelles internes. D'ordinaire, les aspérités chitineuses y sont réduites à de simples crêtes

parallèles, alignées dans une direction très oblique par rapport à l'axe de l'ovipositeur.

Les crêtes sont également développées sur le bord inférieur des lamelles, où leur présence donne à la section transversale de la baguette articulaire l'aspect denticulé que montre la FIG. **63**, *vs*; il est clair que cette disposition diminue le frottement des surfaces en contact et facilite le jeu des valvules.

Avec les épines et les dents, les poils sensoriels constituent les seuls accidents extérieurs des pièces de l'ovipositeur.

Les poils sensoriels existent sur les deux faces des lamelles dorsales et ventrales; ils sont très rares sur les lamelles internes : remarque en parfait accord avec ce qui a été dit plus haut au sujet de l'innervation de ces apophyses.

L'étude de la distribution des origines sensorielles sur l'ovipositeur donne lieu à une observation intéressante; c'est à l'extrémité des valvules que les poils sont le plus nombreux.

La FIG. **66** est instructive à ce sujet. Elle représente l'extrême pointe de la lamelle dorsale droite du *Conocephalus pallidus*, Locustien dont la tarière est particulièrement allongée. On voit que la surface extérieure de cette pièce est littéralement hérissée de poils sensoriels; leur nombre va en diminuant à mesure que l'on se rapproche de la base de l'organe de ponte. Comme une disposition analogue s'observe sur la valvule ventrale, il semble légitime de conclure que l'ovipositeur des Locustiens est doué d'une sensibilité tactile très développée, utilisée sans doute par ces Insectes dans l'acte de la ponte.

Quant aux poils eux-mêmes, ils peuvent être ou très longs ou très courts. Le dernier type est le plus répandu; les FIG. **38**, **41**, **48**, **63**, en donnent une idée suffisante. Les soies longues et flexibles sont beaucoup plus rares. On les rencontre cependant chez le *Troglophilus neglectus*, où elles forment sur la face interne des valvules dorsales, au niveau où s'arrête la fourche, une touffe importante; dans les autres régions de l'ovipositeur les soies occupent la même position, mais elles sont isolées et séparées les unes des autres par des intervalles quelquefois considérables. La FIG. **61**, *vs*, montre deux poils de cette sorte en place; leur longueur, en même temps que leur insertion oblique, ne permettent pas de les obtenir entiers dans une coupe.

## Chapitre III.

## L'œuf.

Il ne rentre pas dans le cadre de ce travail de placer ici une étude détaillée de l'œuf des Locustiens ; une pareille revision serait d'ailleurs bien difficile, pour ne pas dire impossible à faire, faute de matériel suffisant.

Laissant donc de côté tous les stades de développement du chorion ou coque de l'œuf, on précisera seulement les points de la question ayant trait au sujet. Ces points sont au nombre de trois : la structure du chorion en tant qu'elle intéresse le mécanisme de la ponte, l'appareil micropylaire et le dispositif pneumatique.

### A. Revue bibliographique.

Leuckart (55) a fait une étude approfondie de l'œuf des Orthoptères. Après avoir donné quelques généralités sur la forme, la dimension et la couleur de la coquille, l'auteur décrit l'appareil micropylaire. « Der Mikropylapparat ist ohne Aufsätze, aber hier und da durch eine besondere Beschaffenheit seiner Umgebung ausgezeichnet. Er besteht aus einer verschiedenen meist mehrfachen Zahl von ansehnlichen Löchern oder trichterförmigen Kanälen, die gewöhnlich in grösserer Entfernung von dem vordern Ende angebracht sind, bald nur auf der convexen Bauchfläche, bald auch im ganzen Umkreis des Eies » (p. 208).

Les recherches de Leuckart ont porté surtout sur l'œuf du *Meconema varium*, des *Locusta viridissima* et *cantans*, des *Decticus griseus* et *verrucivorus*, des *Ephippigera autumnalis* et *vitium*. Ces œufs diffèrent surtout par l'appareil micropylaire et la structure du chorion. L'appareil micropylaire rappelle celui des Acridiens. Il se compose de « weiten trichterförmigen Kanälen, allein diese Kanäle sind einmal in viel geringerer Anzahl vorhanden (zwischen 6 und 12) und sodann ausschliesslich an der Bauchfläche noch vor der Grenze des vordern Viertheile angebracht » (p. 210). La figure 14, à laquelle correspond cette description, est empruntée au *Meconema varium* ; elle représente l'extrémité de l'œuf et ses neuf micropyles à canalicules descendants. La surface du chorion est divisée en champs polygonaux ; l'auteur décrit ceux de l'*Ephippigera autumnalis* et fait remarquer que chez les *Meconema*, le champ polygonal est dépourvu de fosse centrale. Le

chorion des œufs de l'*Ephippigera vitium*, des *Decticus* du *Locusta cantans*, rappelle par sa structure celui de l'*Ephippigera autumnalis*. Celui du *Locusta viridissima* offre un aspect très spécial par suite du développement exagéré que prennent les cloisons interpolygonales. - Während nämlich diese Leisten sonst gewöhnlich, wie wir gesehen haben, nur niedrig bleiben oder sich höchstens in Form von zarten Körbchen erheben, verwandeln sie sich hier, fig. 16, in trompetenförmige Aufsätze, die sich allmählig von 1/300''' (dem Durchmesser der einzelnen Felder) bis auf 1/280''' verdünnen und erst am Ende wieder kelchartig ausbreiten. Die Ränder dieser Endausbreitungen fliessen zu einer continuirlichen Haut zusammen, und so entsteht denn gewissermassen im Umkreise des Chorions eine gefensterte Umhüllung, deren Löcher durch dünne Röhren mit den Centralgruben der Chorionfelder zusammenhängen - (p. 212).

A la page suivante, Leuckart revient à l'appareil micropylaire. - Die Mikropylkanäle verlaufen ihrer ganzen Länge nach (1/50''') in der Substanz des Chorions. Sie beschreiben, fig. 17, einen ziemlich ansehnlichen Bogen, indem sich ihr äusseres Ende fast senkrecht auf die Oberfläche des Eies stellt, während sie sonst in diagonaler Richtung nach hinten und innen verlaufen. Bei *Meconema varium* und *Decticus verrucivorus* finde ich die geringste Anzahl dieser Kanäle, nur 6-9, während sonst gewöhnlich 10-12 vorkommen. In der Regel stehen dieselben haufenweise neben und über einander, bald näher, bald ferner, bei *Meconema varium*, fig. 14, noch am gleichmässigsten in derselben Höhe, so dass die Gruppirung hier einigermassen an die Acridier erinnert. Bei *Locusta viridissima* bilden sie einen sehr hohen aber nur schmalen Haufen, der in die Mittellinie der Bauchfläche fällt, bei *Ephippigera autumnalis* meist zwei seitliche Haufen neben der Mittellinie u. s. w.

- Die nächste Umgebung der Mikropylöffnung ist glatt, scheint aber nichts desto weiniger einem Felde zu entsprechen, so dass, fig. 17, die Œffnung selbst als eine vertiefte und kanalförmig verlängerte Centralgrube zu betrachten sein dürfte. Wo die Œffnungen nahe stehen, fliessen diese glatten Stellen zu einer gemeinschaftlichen Fläche von unregelmässiger Gestalt zusammen *(Locusta viridissima)*. Die Felder, die sich an diese Stellen zunächst anschliessen, sind kleiner als gewöhnlich, meist auch stärker durchlöchert und mit breitern Leisten versehen *(Decticus)*- (p. 213).

Riley (74) décrit de la façon suivante l'œuf du *Platyphyllum concavum* Harr. (=*Pterophylla camellifolia* Fabr.) : - These eggs are 0,25—0,30 inch

long, very flat, over thrice as long as wide, pointed at each end, with the edges beveled off or emarginate (fig. 54, *a* side view, *b* front view, enlarged, *c*, *d* natural size). They are of a dark slate color, and the lower on first inserted end is protected by a dark adhesive substance which hardens and sometimes extends the whole length of one of the borders » (p. 167).

Korschelt (84 a-b) s'est appliqué surtout à l'étude de la formation du chorion et de l'appareil micropylaire chez le *Decticus bicolor*, le *Locusta viridissima* et le *Meconema varium*. On trouve toutefois, dans un travail plus récent du même auteur (87), une description du chorion définitivement formé, qui a trait aux mêmes Insectes.

« Das Chorion von *Decticus* besteht aus einer dickeren inneren und einer weniger dicken äusseren Lage (Taf. 1, fig. 3, 4), Die erste ist tief braun, die letztere hell gefärbt, jene scheint dichter, diese weniger dicht zu sein. Beide sind von homogener Beschaffenheit. Die Oberfläche des Chorions zeigt eine polygonale Felderung die durch erhabene, dem Chorion aufliegende Leisten hervorgebracht wird (Taf. 1, fig. 5). In der Mitte jedes Feldes befindet sich eine kleine kreisrunde Vertiefung (Taf. 1, fig. 5) » (p. 191).

Korschelt décrit ensuite les modifications que présente le chorion au voisinage des micropyles et répète la remarque de Leuckart concernant la direction des canalicules micropylaires.

La description du chorion du *Locusta viridissima* qui suit, n'ajoute rien à celle du *Decticus bicolor*; celle du chorion du *Meconema varium* contient, par contre, plus d'un détail de structure nouveau. Ce n'est pas sans étonnement, cependant, que l'on voit Korschelt rapprocher le chorion des *Meconema* de celui des *Locusta*.

« Das Chorion von *Meconema* ist mit körbchenähnlichen Erhebungen bedeckt, die ganz ähnlich wie die trompetenförmigen Aufsätze von *Locusta* durch Erhöhung der Chorionleisten zu Stande kommen. Dieselben erreichen eine ganz besondere Höhe in der Gegend der Mikropilen, und zumal im nächsten Umkreis der Felder, auf welchen die letzteren nach aussen münden (Taf. 1, fig. 9 u. 10). Die Körbchen sind erfüllt von einer anscheinend schleimigen Substanz, die einige flockige Consistenz und ein starkes Färbungs-vermögen besitzt » (l. c., p. 195).

Voici empruntée à Wheeler (90a) une description de l'œuf du *Xiphidium ensiferum* : « The subopaque, cream-colored egg is elongate oval, 4 to 4.5 mm long and 1 mm broad through its middle. One of the poles is

somewhat more attenuate than the other and there is a faint curvature in the polar axis which causes one side of the egg to be somewhat more convex that the other " (p. 223).

La même année (90b) WHEELER reprend la description de l'œuf du *Xiphidium ensiferum* en y ajoutant quelques détails concernant l'orientation de l'embryon à l'intérieur de la coquille :

« Die schmalen circa 5 mm langen, hellgelben Eier sind leicht gebogen und an dem einen Ende zugespitzt. Die durch diese Biegung entstandene convexe Fläche ist die Bauchseite, das zugespitzte Ende bildet das Kopfende des Eies; die flache oder seichtconcave Fläche fällt also mit der Rückenseite und der breite abgerundete Pol mit dem Schwanzende des reifen Embryo zusammen » (p. 475-476).

GREEN (96) mentionne un Locustien inconnu appartenant probablement aux genres *Cymatomera* ou *Cyrtophyllus*, dont les œufs ont un aspect spécial : « The greater part of each egg was of fine texture and coloured green; but at the extremity from which the young insect would make its exit, the egg shell was soft, pliant, and beautifully reticulated » (p. XIX).

Dans son *Text-Book of Entomology*, PACKARD (98) donne quelques aperçus généraux sur l'œuf des Insectes. Le micropyle, dit-il, « is an opening or canal, or as in most insects a group of canals, situated at the anterior end of the egg for the entrance of the spermatozoa during the process of fertilization of the ovum. In Acridians however, the micropyle is situated at the posterior end of the egg » (p. 522).

Et quelques lignes plus loin : « The micropylar region is generally, at least in *Orthoptera* and *Odonata*, covered by a gelatinous cap, which may form a covering membrane which extends over a large part of the egg, or may envelop the entire outer surface » (p. 523).

L'auteur reproduit également le dessin de GERSTAECKER figurant l'appareil micropylaire du *Locusta viridissima*.

Quant au chorion, on y distingue deux couches superposées : l'exochorion (« Remains of the epithelium of the ovarian follicle ») et le chorion proprement dit (« Egg-shell or cuticle secreted in the ovarian follicle ») (p. 534).

Voici d'après XAMBEU (04) la description de l'œuf de l'*Ephippigera vitium* : « œuf : longueur, 6 millimètres; diamètre, 1,8 millimètre; naviculaire, d'abord blanc, puis jaune, en dernier lieu rougeâtre, à pôles arrondis et rembrunis, à coquille résistante et comprimée. »

HENNEGUY (04), après avoir fait mention des travaux de TICHOMIROFF et de VERSON concernant la composition chimique de la coquille de l'œuf, donne le résultat de ses recherches personnelles sur le même sujet. « J'ai recherché avec LÉCAILLON, » dit-il, « comment se comportent les matières cornées, la chitine et les chorions des œufs d'Insectes (1), vis-à-vis des divers dissolvants chimiques, à égalité de concentration et dans les mêmes conditions de température. .... Nous avons constaté que les chorions et les matières cornées se dissolvent très facilement dans la potasse et dans l'acide chlorhydrique, tandis que la chitine résiste à l'action de ces réactifs. En outre, les matières cornées disparaissent complètement lorsqu'on les met dans l'hypochlorite de potasse, tandis que les chorions sont peu ou point attaqués, comme la chitine elle-même.

« Il en résulte que la chitine, la kératine et la chorionine doivent être considérées comme trois substances bien distinctes » (p. 296).

BRÈTHES (05) résume ainsi ses observations sur la ponte *in situ* du *Dasyscelus normalis* (Pseudophyllide) : « Lo que aparece exteriormente de los huevos del *Dasyscelus* es una especie de formación criptogámica que está dispuesta longitudinalmente sobre las ramas y en linea recta : es el único carácter exterior en que se pueden distinguir estos desoves.

„ Pero lo que se ve asi al exterior no es más que una porción de la capa protectora del huevo con el cual está intimamente pegada y al que envuelve por completo. Al nivel de la corteza de la rama esta envoltura se angosta como una bolsa comprimida y está marcada de una gran cantidad de puntitos hundidos y dispuestos en hileras regulares. La parte de la envoltura que sale fuera de la madera está también marcada con puntitos, pero no están tan hundidos in tan bien regularmente alineados; en cambio son un poco mayores.

„ La envoltura del huevo tiene un color testáceo, volviéndose más oscura, casi negra, hacia la extremidad. Haciendo calentar en agua los huevos del *Dasyscelus*, la envoltura se despega con bastante facilidad y se ve que tienen una cáscara quitinosa propia. Miden unos 6 mm. de largo (7 con la envoltura) sobre un ancho de un poco más de un millimetro. Un corte transversal no es circular sino en forma de elipsoide. La extremidad del huevo que va hacia afuera de la madera se ennegrece y termina en una pequeña espina » (p. 72).

(1) Coléoptères, Hémiptères, Diptères, Névroptères et Lépidoptères.

D'après Bérenguier (05) l'œuf du *Saga serrata* est « ovoïde aux extrémités, cylindrique allongé, mesure un centimètre de long sur trois millimètres de diamètre; il est de couleur brun-jaunâtre (cuir), à coque très dure, lisse et brillante à l'œil, mais malléolée vue sous une forte loupe » (p. 150).

Dans un travail postérieur (07) du même auteur, on trouve décrit celui de l'*Isophya pyrenæa* : « Sa coque est assez résistante couleur de cuir, parsemée de petites dépressions arrondies irrégulièrement; assez convexe à son extrémité inférieure, elle s'aplatit progressivement jusqu'à devenir spatuliforme à son extrémité supérieure. De forme ellipsoïdale, l'un de ses côtés est presque rectiligne avec son arête émoussée, l'autre côté est, au contraire, bien convexe et bordé par une carène tranchante, qui se prolonge autour de l'extrémité supérieure; les deux pôles sont ombiliqués. Grand diamètre : 4,5 mm; petit diamètre : 2,5 mm; épaisseur : 1 mm au centre » (p. 10).

Enfin dans une série de notes publiées en 1908, Bérenguier passe en revue un certain nombre de Locustiens et donne sur leurs œufs les indications suivantes : Ceux du *Locusta viridissima* « sont longs de 5,5 mm, d'un diamètre de 1,5 mm, fusiformes, un peu cintrés, lisses et noirâtres. » ..... Leurs extrémités « sont arrondies, la supérieure plus effilée que l'inférieure. Placés à l'air libre, leur coloration s'éclaircit et devient grise à mesure de leur dessiccation » (p. 10).

« Les œufs de l'*Ephippigera terrestris* sont d'une taille relativement petite; longs de 6,2 mm, larges de 1 mm ...., épais de 0,05 mm, testacés, aplatis légèrement, presque rectilignes d'un côté, un peu cintrés vers le milieu de l'autre, qui s'infléchit rapidement à ses deux extrémités vers le côté rectiligne; l'extrémité supérieure est plus aiguë que l'inférieure et porte un micropyle unique situé exactement à sa pointe » (p. 13, en note).

Dans l'œuf de l'*Orphania denticauda* « le micropyle unique est placé à la pointe de l'extrémité supérieure, qui est un peu plus épaisse que l'inférieure » (p. 16).

« Les œufs du *Saga syriaca*, fusiformes, longs de 15 mm, sur 4,5 mm de diamètre, brun foncé, presque noirs, portent à 1 mm en dessous de l'extrémité la plus effilée, six ou sept petites impressions en forme de cupules, irrégulièrement espacées entre elles et n'occupant pas toute la périphérie, qui ne sont autres que les pavillons des micropyles » (p. 18). ... « En effet, plusieurs coupes transversales de l'œuf pratiquées à la hauteur de ces dépres-

sions, m'ont montré qu'un canal excessivement ténu partait du fond de ces cupules, pour s'enfoncer perpendiculairement à travers toute l'épaisseur de la coque et s'épanouir à l'intérieur en une imperceptible saillie » (p. 19).

De Peyerimhoff (08) a décrit les œufs de l'*Ephippiger confusus* (= *Ephippigera confusa* Finot). « Ils sont aplatis, fusiformes, d'un brunâtre teinté de violacé, de 4 mill. de longueur environ sur 2 mill. de largeur réticulés, recouverts d'un enduit nacré ... » (p. 505).

Les œufs du *Barbitistes Ocskayi* ont été l'objet d'une description de Torka (09) : « Die Eier sind flach und einem Leinsammenkorn sowohl in Form als auch in Farbe täuschend ähnlich. Sie sind 4,5 mm lang, 2,5 mm breit und 1 mm dick » (p. 220).

Berlese (09) entre dans le détail au sujet de la structure du chorion. Il fait remarquer que celui-ci peut être unistratifié, porter sur la face externe, sous la forme de champs polygonaux, l'empreinte des cellules choriogènes ou encore des reliefs de forme variable. Ces dernières formations, dit l'auteur, se rencontrent surtout dans la région micropylaire.

Puis, reproduisant à son tour le dessin de Gerstaecker concernant l'appareil micropylaire du *Locusta viridissima*, il suggère les fonctions présumées des formations qui couvrent cette région ; au nombre de ces fonctions, il place celle de « lasciar passare l'aria nell' interno dell' uovo » (p. 936).

Plus loin encore, il énumère les diverses strates du chorion, indique les réactions de la chorionine et aborde aussitôt la question des micropyles qu'il ne fait qu'effleurer. Une figure, empruntée à Korschelt, représente la formation des micropyles chez le *Meconema varium* (p. 938).

S. Perez (10) caractérise de la façon suivante l'œuf de l'*Ephippigera rugosicollis* : « Queste sono lunghe circa 4 mm, larghe appena un millimetro, col corion molto resistente, chitinoso, di color basale bruno, coperto di una pruinosità granellosa cenerino-chiara, leggermente depresse, di forma naviculare e giacciono verticalmente disposte nello spessore del tessuto midollare in un piano radiale (vedi fig. 2ª) col polo anteriore acuminato rivolto sempre verso il cunicolo aperto dalle mandibole della madre; il polo posteriore è leggermente arrotondato e alla superficie del corion non si nota reticolatura di sorta (vedi fig. 3ª) » (p. 50).

Voici enfin décrit par Horton et Pemberton (15) l'œuf des deux *Phanéroptérides* qu'ils ont étudiés. L'œuf du *Scudderia furcata* « may be described as follows : length, 4,5 mm; breadth, 1,87 mm; greatest thickness (when first deposited), 0,5 mm. Light gray; smooth, glistening; flat, ovoid, slightly

reniform » (l. c., p. 5). Quant à celui du *Microcentrum rhombifolium* : « Length, 5,18 mm; breadth, 2,47 mm; thickness when first deposited, 0,5 mm; thickness just before hatching, 2,2 mm. Color light grayish brown; elongate ovoid, flat to almost cylindrical laterally, depending upon the degree of development » (ibid., p. 15).

### B. Données de l'observation.

Avant d'aborder l'étude de l'œuf dans les diverses tribus, il est utile de faire quelques remarques destinées à faciliter l'orientation de la coquille.

D'une manière générale on peut appliquer aux Locustiens la règle admise à tort pour les autres Insectes : la surface convexe de l'œuf correspond à la face ventrale de l'embryon, la surface concave à sa face dorsale.

Quelques tribus font cependant exception, celle des *Phanéroptérides*, par exemple, et, peut-être aussi, celle des *Pseudophyllides*.

Quoi qu'il en soit, le nom de pôle antérieur est toujours donné à l'extrémité de l'œuf où est logée la tête de l'embryon ayant accompli sa rotation. C'est le pôle antérieur qui, avant la ponte, était le plus rapproché de l'extrémité antérieure du corps maternel et c'est lui qui, l'œuf une fois pondu, sera le plus voisin de la surface du sol, ou, s'il s'agit d'Insectes confiant leurs œufs à des végétaux, le plus près de l'orifice du trou de ponte.

A quelques exceptions près, dont il sera fait mention en temps opportun, l'appareil micropylaire des Locustiens forme, au voisinage du pôle postérieur de l'œuf, une plage plus ou moins différenciée, qui couvre à peu près le milieu de l'abdomen et la face ventrale de l'embryon sur le point d'éclore, tandis que l'appareil pneumatique, absolument indépendant par conséquent des micropyles, occupe surtout le pôle céphalique. Cette affirmation, comme on peut en juger par l'exposé bibliographique qui précède, va à l'encontre des données admises jusqu'ici, il s'agit d'en établir la valeur par des faits.

a) *Locustides*. — Les dimensions de l'œuf du *Locusta viridissima* ont été indiquées par Bérenguier (08); on peut signaler en outre sa forme légèrement comprimée, son bord dorsal presque droit et son bord ventral convexe. Pour le reste, il suffira de compléter Lacaze-Duthiers et Korschelt. Vu de face, fig. **67**, le chorion est partagé en champs polygonaux bien nets et d'un aspect spécial. Chaque polygone est entouré d'une fine dentelle et percé au centre d'un orifice.

Une section transversale de la coque, fig. **68**, est nécessaire pour don-

ner l'explication de cet aspect. Le chorion est en réalité formé de deux couches superposées : la couche inférieure est constituée par une chorionine homogène et banale; la zone supérieure est hautement différenciée.

On peut considérer celle-ci comme formée d'alvéoles, *a*, accolés et reposant sur la couche inférieure du chorion. Chaque alvéole est à base élargie et polygonale; son diamètre diminue à mesure que l'on s'approche de la surface et l'ouverture en est fermée par une sorte d'opercule, percé au centre d'un orifice circulaire, *o*.

Au lieu d'être massives, les cloisons de séparation des alvéoles sont creuses, mais à la partie supérieure seulement, et le canal ainsi formé offre dans les coupes transversales une section triangulaire, FIG. **68**, *ca*. C'est ce canal, circulaire ou grossièrement polygonal, qui par son union avec les canaux voisins constitue vraisemblablement le réservoir d'air de l'enveloppe de l'œuf. L'air pénètre par le trou operculaire dans l'alvéole, filtre à travers ses parois et s'emmagasine dans le canal interalvéolaire; les stries radiales qui forment dentelle autour de chaque champ polygonal, et que l'on retrouve d'ailleurs dans tous les œufs dont le chorion offre une structure analogue, ne sont peut-être que de simples canalicules ou des interespaces destinés précisément au passage de l'air d'un espace dans l'autre.

Au pôle antérieur de l'œuf les alvéoles ont une forme et des dimensions spéciales. Ce ne sont plus seulement des cavités, mais de véritables tubes dont les bords supérieurs demeurent sans doute contigus pendant les premiers stades du développement de l'embryon, mais qui se détachent ensuite quand la croissance de la jeune larve détermine une augmentation sensible du volume de l'œuf, et en dilate l'enveloppe. C'est cette disposition que rend la figure de GERSTAECKER signalée plus haut et reproduite dans la plupart des traités généraux.

En réalité, la structure de la coque à l'extrémité céphalique de l'œuf est identique à celle des autres régions de l'enveloppe; les alvéoles y sont seulement plus grands et les espaces interalvéolaires, développés en proportion, forment à cet endroit, par leur juxtaposition, un réservoir d'air vraiment considérable.

Y a-t-il lieu d'attribuer à cette région antérieure ainsi différenciée un rôle spécial dans l'aération de l'œuf, mieux encore dans la respiration de l'embryon, ou faut-il ne voir dans ce curieux dispositif qu'une formation destinée à alléger la coquille ou peut-être à la faire flotter en cas de besoin? Une réponse définitive semble impossible à formuler. Il est un fait que

dans certains genres on trouve à l'extrémité céphalique de l'œuf un organe pneumatique très développé, et que cet organe se rencontre aussi bien chez les espèces qui déposent leurs œufs dans les végétaux, que chez celles qui les confient à la terre.

Il n'en est pas moins vrai que le passage, à travers le chorion, de l'air contenu dans le réservoir apical et dans les espaces interalvéolaires — avec lesquels ce réservoir est d'ailleurs en continuité — n'a qu'une valeur hypothétique; aucun procédé technique ne permet de mettre en évidence, chez le *Locusta viridissima* du moins, les pores ou les canalicules qui pourraient exister dans l'épaisseur de la coque en dehors des conduits micropylaires (1).

Quant à l'appareil micropylaire, c'est à tort que GERSTAECKER, et après lui bon nombre d'auteurs, le placent au pôle antérieur de l'œuf. Les micropyles, au nombre de cinq six et quelquefois huit, sont réunis en un même point de la surface ventrale de l'œuf, à un millimètre et demi environ de son extrémité postérieure. Ils y forment ce que l'on pourrait appeler une « plage micropylaire », que la structure compliquée du chorion du *Locusta viridissima* rend d'ailleurs peu visible extérieurement. La FIG. 67 représente une portion isolée de cette plage, où se trouvent réunis trois micropyles, *m*; l'aspect du chorion à cet endroit est légèrement différent de celui du chorion banal, le contour des polygones, plus épais, est comme empâté par la chorionine. Pour mettre en évidence les canalicules, il faut râcler au moyen d'un scalpel la couche superficielle qui recouvre la coque et l'on distingue alors les divers orifices et le canal qui leur fait suite. Ce dernier s'enfonce d'abord perpendiculairement dans le chorion, puis s'incurve vers le pôle antérieur de l'œuf, oblique légèrement vers la droite et s'ouvre enfin dans un sillon sur la face interne de la coque. La partie supérieure d'un canalicule a sensiblement le même calibre que sa portion moyenne; on peut s'en convaincre en jetant les yeux sur la FIG. 68, qui donne l'aspect d'un micropyle, *m*, dans les coupes transversales.

De cette première description, deux traits sont à retenir : le nombre des micropyles n'est pas constant chez une espèce déterminée; le canalicule ne traverse pas l'enveloppe de l'œuf en droite ligne; cette double remarque, on va le voir, s'applique à tous les Locustiens.

(1) On aura l'occasion d'utiliser plus d'une fois au cours de ce travail la méthode employée en histologie pour révéler la présence des cavités canaliculaires de certains tissus tels que l'os, l'ivoire, le sclérenchyme, et qui consiste à emprisonner de l'air dans une pièce préalablement desséchée en la recouvrant brusquement d'une résine quelconque ou de gélatine glycérinée; cette méthode a été essayée en vain dans le cas présent.

L'œuf du *Decolya visenda* mesure 4,2 mm de longueur sur 0,8 mm de diamètre. Il est effilé aux deux extrémités et légèrement arqué. Sa coque, de couleur fauve clair, n'a pas la structure compliquée de celle des *Locusta*; elle est divisée à l'extérieur en champs polygonaux très nets, au milieu desquels se dessine une plage micropylaire assez mal délimitée et formée de onze micropyles à canalicule ascendant et très long. L'ensemble occupe la face ventrale de l'œuf comme chez les *Locusta*. Aucun indice chez le *Decolya visenda* d'appareil pneumatique différencié.

b) *Phanéroptérides*. L'œuf des *Phanéroptérides* est caractéristique. De forme ellipsoïdale, il est, de plus, fortement comprimé latéralement, surtout au moment de la ponte. Plus tard, suivant en cela le développement de l'embryon, il augmentera sensiblement de volume, mais ne perdra jamais, cependant, la vigoureuse carène que présente son bord dorsal et quelquefois aussi son bord ventral, au moins sur une partie de sa longueur.

Contrairement à la règle générale, c'est le côté convexe de l'œuf qui correspond au dos de l'embryon chez les *Phanéroptérides*; ce dernier a donc la tête inclinée par devant, au lieu de l'avoir renversée en arrière comme l'embryon des autres *Locustiens*.

Le bord ventral de l'œuf est souvent concave, quelquefois droit, plus rarement convexe; quelle que soit la courbe qu'il dessine, c'est toujours lui qui porte l'appareil micropylaire.

Les micropyles forment une plage étroite sur la carène ventrale, à très peu de distance de l'extrémité postérieure de l'œuf.

Il n'existe, chez les *Phanéroptérides* étudiés, de dispositif pneumatique visible à l'extérieur que dans le genre *Steirodon*.

L'exochorion est, dans la tribu, si peu développé qu'il est parfois difficile de le distinguer de l'endochorion.

Pour compléter ces données générales, il suffira de décrire l'œuf de quelques espèces.

L'œuf du *Steirodon validum*, FIG. 69, s'éloigne sensiblement, par la forme, de l'œuf des autres *Phanéroptérides*. Vu par sa face latérale, FIG. 69, *B*, il a des contours grossièrement rectangulaires et mesure 7,7 mm de longueur sur 2,9 mm de largeur.

Les angles du rectangle sont arrondis et ses côtés les plus longs, au lieu d'être droits, dessinent, l'un une courbe rentrante, l'autre une courbe sortante. C'est sur le bord en retrait, au bas de la carène ventrale, qu'est situé l'appareil micropylaire, FIG. 69, *rm*.

Si l'on regarde l'œuf par la face ventrale, on remarque que ses deux extrémités sont tronquées. On les distingue, abstraction faite de l'appareil micropylaire, par la présence au pôle céphalique d'une crête médiane, *c*, qui unit entre elles les deux carènes longitudinales. De chaque côté de la crête, la surface plane de la coquille forme une légère boursouflure, *ap*, dont la structure sera étudiée plus loin ; à l'extrémité inférieure de l'œuf, il existe une formation du même genre, mais beaucoup moins développée.

Ces deux régions mises à part, il y a peu de chose à dire sur le chorion qui est homogène et à surface lisse.

L'appareil micropylaire lui-même n'offre qu'un intérêt médiocre. On y compte cinq à six micropyles qui donnent entrée à un canalicule ascendant et très long; ils forment une petite plage analogue à celle que l'on trouve chez les autres *Phanéroptérides*.

Le dispositif pneumatique, au contraire, s'écarte sensiblement du type ordinaire. Soit une coupe longitudinale de l'œuf, FIG. 70, menée par son grand axe et perpendiculaire à son plan principal; elle intéresse en plein les boursouflures céphalique et terminale. La région moyenne de la coque a été négligée à dessein.

Les deux arcs formés par les parois latérales de l'œuf, *pl*, dessinent en se coupant une sorte d'ogive, dont le sommet supporte une gouttière aux bords surélevés et denticulés ; vus à un faible grossissement, les bords de la gouttière se confondent et constituent une crête bien visible sur la FIG. 69, *A*, *c*.

A l'état normal, le fond de la gouttière est occupé par un cordon, *f*, d'une nature assez difficile à définir. A peu près transparent, de diamètre variable, flanqué d'excroissances irrégulières, ce filament, FIG. 71, n'est fixé qu'aux deux extrémités de la gouttière, et le moindre accident survenant au cours des manipulations suffit à le détacher et à le faire sortir de sa loge. Ce cordon n'a probablement rien à voir avec l'aération de l'œuf; peut-être joue-t-il un rôle dans le mécanisme de l'éclosion.

L'appareil pneumatique de la région antérieure, FIG. 70, est représenté par deux chambres aériennes, *ca*, correspondant avec l'extérieur par des orifices béants, dont les bords ne sont, après tout, que les crêtes de séparation des champs polygonaux considérablement développées.

A chaque polygone, en effet, correspond un alvéole à parois distinctes au voisinage de la surface, mais dont la résorption partielle dans les régions profondes, a occasionné la formation d'une chambre aérienne lacuneuse et à contours mal délimités, *ca*.

Cette disposition se retrouve à l'extrémité postérieure de l'œuf, moins accentuée toutefois, puisque chaque alvéole y garde son autonomie dans toute l'épaisseur du chorion.

C'est la première fois qu'il est fait mention, au cours de ce travail, d'une différenciation de l'extrémité inférieure de l'œuf, en vue de la respiration. Cette particularité, on le verra dans la suite, n'est pas spéciale aux *Steirodon*; elle mérite cependant d'être signalée, parce qu'elle permet de supposer que, même chez les espèces où rien de semblable n'est visible extérieurement, le chorion est peut-être à cet endroit doué d'une perméabilité plus grande.

D'après Bérenguier (08), l'*Orphania denticauda* ferait exception à la règle générale formulée au sujet de l'appareil micropylaire; celui-ci comprendrait un seul orifice situé « à la pointe de l'extrémité supérieure de l'œuf. » Les données de l'observation personnelle ne concordent pas avec ces indications. L'examen attentif de la coque révèle l'existence de cinq à six micropyles au fond d'une dépression qui occupe le côté ventral et l'extrémité postérieure de l'œuf. La dépression sert d'entonnoir à tous les micropyles, mais chaque canalicule a son ouverture surélevée et bien distincte.

Un genre voisin, le genre *Barbitistes*, permettra de contrôler cette affirmation. L'œuf du *Barbitistes Fischeri* est semblable à celui des *Orphania* et présente comme ce dernier une vigoureuse carène du côté ventral, qui est à peu près rectiligne. Il mesure 5,1 mm de longueur sur 2,4 mm de largeur; son épaisseur atteint 1,5 mm. Or, ici encore, les micropyles sont réunis au nombre de six ou sept en une plage étroite, située du côté ventral à 0.5 mm de l'extrémité inférieure de l'œuf. Les canalicules, suivant la règle, sont parallèles et orientés vers le pôle céphalique de la coque (1).

Même disposition dans les genres *Phaneroptera, Tylopsis et Leptophyes*, où l'œuf atteint son maximum de compression latérale. Celui du *Phaneroptera falcata* a 4,4 mm de longueur sur 2 mm de largeur; on y trouve onze et treize micropyles; celui du *P. quadripunctata*, de même dimension, porte seulement cinq ou six orifices.

Pour découvrir l'appareil micropylaire du *Tylopsis liliifolia*, il est nécessaire de racler au moyen d'un scalpel la couche superficielle du chorion, dont la teinte sombre, presque noire, rend impossible l'examen de la coque

(1) Au lieu de six ou sept micropyles, on en compte huit ou dix chez le *Barbitistes Berenguieri*, dont l'œuf mesure 4,9 mm sur 2,3 mm; cette différence est à ajouter aux caractères qui ont fait séparer le *B. Berenguieri* du *B. Fischeri*.

à la lumière réfléchie. Cette opération faite, apparait une chorionine de teinte claire, peu épaisse, que traversent, à l'endroit ordinaire, cinq ou sept canalicules. L'œuf du *Tylopsis liliifolia* mesure 3,8 mm sur 1,7 mm.

Jusqu'ici le contour de la coquille suffisait à assurer la parfaite orientation de l'œuf; la différence entre les carènes dorsale et ventrale devient bien difficile à saisir chez le *Leptophyes punctatissima*, FIG. **72**, *A*, *bv*, *bd*. Long de 3,6 mm et large de 1,7 mm, l'œuf de cette espèce porte dix micropyles sur son bord ventral, à peu de distance de son extrémité inférieure. La FIG. **72**, *A*, permet de situer la région occupée par les micropyles, *rm*; la même figure, en *B*, laisse voir l'œuf par la face ventrale et donne une idée de son degré de compression.

c) *Méconémides*. — L'œuf du *Meconema varium* mesure 3,5 mm de long sur 1,1 mm de large. En dehors de l'appareil micropylaire, aucun signe extérieur ne permet de l'orienter sûrement.

Ce qui caractérise la coque est l'existence d'une couche collante pouvant être attribuée à une dernière phase d'activité de la cellule folliculaire ou à sa dégénérescence. Cette production a été signalée et étudiée par un certain nombre d'auteurs; il suffira de préciser quelques détails relatifs à la région des micropyles. Une section transversale de la coque, FIG. **74**, *A*, montre au-dessus du chorion homogène, un feutrage de longs filaments, *cc*, développés dans le sens radial, et qu'une affinité spéciale pour les colorants plasmiques distingue de la chorionine banale; ces éléments constituent la couche collante. Un séjour de quelques instants dans une solution de potasse dissout les filaments et met à découvert un chorion dont les champs polygonaux, uniformément piquetés, rappellent ceux des œufs dépourvus d'exochorion distinct. Une région cependant conserve un aspect qui lui est propre, c'est la région des micropyles.

L'appareil micropylaire du *Meconema varium*, FIG. **73**, occupe le bas de la face ventrale de l'œuf, comme de coutume. Il se compose de onze orifices formant une plage délimitée par les contours plus nets des champs polygonaux. Chaque micropyle est entouré d'une collerette, simple exagération d'une crête interpolygonale, qui résiste à l'action de la potasse et que l'on retrouve après la réaction sous la forme d'une pellicule obstruant plus ou moins l'entrée des canalicules, FIG. **73**, *co*.

Pour en connaître la véritable signification, il faut pratiquer des coupes dans un œuf mûr préalablement fixé, FIG. **74**, *B*. On s'aperçoit alors que

chacune des collerettes, *co*, forme, au-dessus du micropyle, un entonnoir dont la fonction probable est d'en maintenir béant l'orifice, en le préservant de la couche collante qui l'avoisine.

L'existence de cette couche n'est pas spéciale au *Meconema varium*; mais il est difficile de dire si elle existe ou non chez les autres *Méconémides* étudiés, qui tous ont dû subir le traitement par la potasse caustique.

L'œuf du *Thaumaspis trigonurus* mesure 2,6 mm sur 1 mm; le chorion offre l'aspect du chorion banal et l'on ne trouve aucune trace de collerette autour des micropyles. Ces derniers, au nombre de douze ou treize, débouchent à l'extérieur par un orifice très oblique, dont les abords sont suffisamment modifiés pour constituer, par leur réunion, une plage bien distincte du reste de la coque.

Le chorion du *Nicephora subulata* a une structure plus compliquée, et plus d'un caractère incline à le rapprocher de celui du *Meconema varium*. S'il n'existe pas de collerette micropylaire, chaque orifice est cependant surélevé au-dessus de la surface de l'œuf, et les champs polygonaux, à contours particulièrement larges, au lieu d'être creusés en cuvette, à la manière de ceux des *Thaumaspis*, forment, à l'extérieur, un dôme surtout saillant au pôle céphalique, dont la structure fibrillaire évoque naturellement l'idée d'une couche collante discontinue. L'enveloppe mesure 3 mm de longueur, 1 mm de diamètre; elle est perforée de vingt-trois micropyles.

d) *Mécopodides*. — Le *Mecopoda elongata* possède un œuf d'une forme assez particulière. Longue de 8,2 mm, large de 1,5 mm, la coquille a les apparences d'une gousse de Légumineuse, FIG. **75**, *A*, *B*, dont le pédoncule serait représenté par l'appareil pneumatique, *ap*.

Vu de profil, le bord dorsal, *B*, *fd*, est à peu près rectiligne, le bord ventral, *fv*, au contraire, dessine une courbe accentuée. Face ventrale et face dorsale sont creusées d'un sillon, *A*, *s*, dont les bords parallèles constituent deux carènes qui naissent au voisinage de l'appendice antérieur, parcourent l'œuf dans toute sa longueur et, doublant sans se confondre son pôle postérieur, vont en rejoindre le pôle céphalique du côté opposé.

Vu à un faible grossissement, le chorion n'offre aucun détail extérieur de structure; il est mat et uni. Une première indication précieuse est fournie par l'examen, à l'aide d'un objectif puissant, des coupes tangentielles de la coque. On obtient ainsi une image qui rappelle assez celle de la pelure d'orange; la surface du chorion est rugueuse et criblée de nombreuses perforations, mais ne porte aucune trace de champs polygonaux. Dans les

coupes transversales, FIG. 76, la coque apparait nettement formée de deux strates superposées : une couche inférieure, *ch*, constituée par de la chorionine banale, d'aspect homogène, mais en réalité finement striée comme à l'ordinaire, et une couche supérieure, *cs*, que l'on dirait découpée comme une frange dans le chorion. Les éléments de chorionine, auxquels est dûe cette apparence, n'ont cependant pas leur extrémité libre; ils se fusionnent à la périphérie de l'enveloppe en une croûte granuleuse traversée de distance en distance par des pores donnant accès dans les parties profondes de la couche superficielle. Selon toute vraisemblance, les filaments formeraient donc autant de colonnettes autour desquelles circulerait l'air ; cette disposition se trouve réalisée chez d'autres espèces.

Le feutrage superficiel de l'œuf des *Mecopoda* atteint sa hauteur maxima à la base de l'appareil pneumatique. Ce dernier, FIG. 77, se compose essentiellement d'un axe rigide, percé au centre de fins canalicules, et recouvert à l'extérieur par les filaments du chorion, qui forment brosse autour de lui.

Quant aux micropyles, ils sont au nombre de huit ou dix, groupés sur la face convexe et ventrale de l'œuf, à peu de distance de son extrémité inférieure, FIG. 75, *rm*.

e) *Pseudophyllides*. -- Il est impossible de parcourir les données de la bibliographie relative à cette tribu, sans être intrigué par la description que donne BRÈTHES (05) de l'œuf du *Dasyscelus normalis*. Un dessin de l'auteur (l. c., p. 72), malheureusement fait à une échelle très réduite, permet de rapprocher cet œuf de celui d'un autre *Pseudophyllide*, le *Cleandrus graniger* (= *C. neriifolius* STOLL.), dont plusieurs traités généraux donnent le croquis (1).

D'un côté comme de l'autre, l'attention est attirée par l'appendice étrange que porte le pôle céphalique de l'œuf (2). Est-ce à cette formation que fait

(1) Il y a tout lieu de croire que GREEN (96) ne se trompe pas en attribuant aux *Pseudophyllides (Cymatomera* ou *Cyrtophyllus)* l'œuf dont il décrit en ces termes la pointe supérieure : « the egg-shell was soft, pliant, beautifully reticulated » (l. c., p. XIX). Il est aisé de reconnaitre sous ces traits les caractères attribués par BRÈTHES (03) à l'œuf du *Dasyscelus normalis*, et par d'autres auteurs à celui du *Cleandrus neriifolius*.

(2) DE PEYERIMHOFF (08), reproduisant dans un schéma le dessin de BRÈTHES auquel il est fait allusion, a supprimé l'appendice en question et a représenté la ponte du *Dasyscelus normalis* de telle sorte que l'on pourrait croire les œufs imparfaitement enfouis, faute de place, dans le rameau choisi. Ce détail a cependant son importance pour les explications qui vont suivre; comme le fait justement remarquer BRÈTHES, ce qui fait saillie à l'extérieur n'est qu'une portion du chapeau; l'œuf proprement dit est entièrement caché.

allusion PACKARD (98) lorsqu'il parle du „gelatinous cap" qui recouvre généralement l'œuf des Orthoptères dans la région micropylaire; faut-il n'y voir avec BRÈTHES (l. c., p. 72) qu'une « capa protectora del huevo », ou lui attribuer un rôle physiologique important et en faire un appareil pneumatique hautement différencié? Autant de questions qu'une étude un peu détaillée permettra peut-être de résoudre.

Un premier fait intéressant à noter est l'existence d'un œuf identique à celui du *Cleandrus nerifolius* chez le *Sathrophyllia rugosa* et le *Phyllominus nodulosus*; le premier des deux servira de base à la description qui suit.

L'œuf du *Sathrophyllia rugosa*, FIG. 78, *A*, *B*, mesure 7,8 mm de longueur et 1,1 mm de diamètre. Il est cylindrique, effilé à ses deux extrémités, dont l'une, l'extrémité antérieure, est masquée par une sorte de chapeau qui a la légèreté d'une dentelle, voire même sa structure (1).

Vu par la face interne, FIG. 78, *A*, l'appendice céphalique rappelle assez certaine coiffure grossière faite à l'aide d'un sac dont une des poches d'angle a été retournée et refoulée dans le cul-de-sac du côté opposé. En réalité, les deux parois du sac ne sont accolées qu'au sommet; son ouverture est maintenue béante par la pointe de l'œuf, dont la présence détermine la formation d'un pli longitudinal, *cm*, qui gagne, en s'atténuant de plus en plus, le fond du capuce. La vue latérale de l'appareil, FIG. 78, *B*, confirme la valeur de l'interprétation proposée et montre, de plus, que l'intérieur du capuchon correspond à la courbe rentrante formée par le bord de la coque.

Légèrement comprimé sur ses faces latérales, à profil nettement arqué, l'œuf semble n'offrir aucune difficulté en point de vue de l'orientation; la présence elle-même de l'appareil micropylaire sur sa face convexe incline à lui appliquer la règle générale admise en pareil cas pour les *Locustiens*.

Un fait cependant laisse quelques doutes; c'est l'observation de BRÈTHES relative au *Dasyscelus normalis* et consignée d'une façon concrète dans le dessin dont on a parlé. Si ce croquis est exact, l'œuf des *Dasyscelus* serait déposé la face ventrale tournée vers le centre de la tige, ce qui complique un peu le phénomène de la fécondation, ou alors l'appareil micro-

(1) Les œufs utilisés pour le présent travail ont été pris dans les trompes d'un Insecte desséché et traité par la potasse caustique. Cet aveu, que commandait la simple probité scientifique, ne doit rien enlever à la valeur des données anatomiques qui suivent, ni faire douter si l'œuf pondu dans les conditions normales a bien l'aspect qu'on lui prête ici; on prouvera par des coupes transversales faites à divers niveaux que la forme extérieure du chapeau de l'œuf du *Sathrophyllia rugosa* ou de celui du *Phyllominus nodulosus* ne peut pas être autre que ne la représentent les dessins

pylaire correspondrait chez le *Dasyscelus normalis* à la face dorsale de l'embryon. Dans l'une et l'autre hypothèse on se trouve en face d'une exception assez curieuse pour mériter une confirmation, que seule une nouvelle observation directe de la ponte *in situ* serait capable de donner.

Le chorion de l'œuf des *Sathrophyllia*, en dehors de la région micropylaire, FIG. **79**, n'offre point d'intérêt. Il est lisse à l'extérieur et découpé par des polygones à peine visibles. Dans les coupes transversales, FIG. **80**, il apparait formé de trois couches de chorionine : un feuillet interne mince et anhiste, *fi*, un feuillet moyen, *fm*, finement strié dans le sens radial, et un feuillet externe, *fe*, d'aspect granuleux ; la comparaison des FIG. **80** et **76**, toutes deux dessinées au même grossissement, fait ressortir la délicatesse de la coque chez l'espèce étudiée.

Les micropyles, on l'a vu, sont localisés sur la face convexe de l'œuf; mais au lieu d'y former une plage unique, ils sont disséminés le long de la ligne médiane unissant les deux pôles, dans la région moyenne de l'enveloppe.

Groupés deux à deux d'ordinaire, ils constituent, en s'unissant à des groupes voisins, des plages partielles bien délimitées par la différenciation du chorion. La FIG. **79** représente une de ces plages; on y compte six micropyles, *m*, remarquables par la direction bizarre de leurs canalicules dont l'entrée et la sortie ont une orientation inverse.

Le dispositif pneumatique, à cause même de la complication qu'il atteint chez plusieurs *Pseudophyllides*, mérite une attention spéciale. Pour en décrire la structure, le plus simple sera de revenir à la comparaison adoptée; c'est un sac dont les parois latérales ont été partiellement accolées. Si l'on engage la pointe d'un scalpel dans la paroi concave du capuce et si on incise cette membrane en suivant la crête médiane qu'elle forme dans le prolongement de l'extrémité antérieure de l'œuf, on obtient l'image représentée par la FIG. **81**. Dans la cavité du sac se dresse la pointe de l'œuf surmontée d'une aiguille assez longue et rigide, *a*, qui se détache sur le fond à contours réguliers et grossièrement ponctué, formé par la paroi convexe de l'appareil.

Une coupe transversale, menée au niveau où celle-ci se fusionne avec la coque, FIG. **82**, donne des indications précises sur l'origine de l'ensemble. On voit en un point de la face convexe de l'œuf, que jusqu'à preuve du contraire on peut considérer comme sa face ventrale, le feuillet superficiel du chorion, *fc*, se détacher, sur une certaine longueur, des couches sous-

jacentes et s'épaissir notablement. Les plis symétriques et robustes, que porte de chaque côté l'expansion du feuillet, suffiraient déjà à prouver que l'on se trouve en face d'une disposition naturelle et non pas d'un accident de technique; cette conviction ne laisse place à aucun doute si l'on examine les coupes pratiquées à travers l'appareil à diverses hauteurs, FIG. 83.

D'abord adhérent à une large partie du chorion moyen, FIG. 83, α, le feuillet devient ensuite complètement libre, et au niveau de la pointe de l'œuf, β, il forme, par l'accolement de ses parois, une crête élevée qui divise en deux portions égales la surface concave du capuce. Au niveau de l'aiguille apicale, c'est-à-dire à mi-hauteur de l'appareil pneumatique, γ, la disposition générale est la même; les plis formés par la membrane interne de chaque côté de la crête sont seulement plus nombreux. Un peu plus haut, δ, on voit la saillie médiane diminuer d'importance; elle disparaît à l'entrée du cul-de-sac, ε, et, à l'extrême pointe du capuce, ζ, il ne reste que les deux parois accolées dont la coupe transversale dessine deux cercles concentriques, d'origine unique, il est vrai, mais de structure bien différente.

Si, dans une pièce préparée à la manière de celle que représente la FIG. 81, on prélève une portion de membrane à la limite de séparation des surfaces concave et convexe du sac céphalique, on obtient un élément anatomique formé de deux parties fort disparates. La FIG. 84, *A*, donne une idée de ce double aspect ; les deux régions sont vues par leur face extérieure, à l'inverse par conséquent de la disposition qu'elles affectent dans la FIG. 81, où elles sont vues par la face interne

La partie située à gauche de la ligne de séparation, *ps*, appartient à la surface bombée de l'appareil pneumatique. Les champs polygonaux qui la divisent sont vastes et assez irréguliers; leur aspect rappelle celui du chorion du *Locusta viridissima*, FIG. 67; la présence d'un orifice au centre de chaque polygone achève de justifier la comparaison.

A droite du pli de séparation, par contre, on ne voit plus trace de champs polygonaux; la membrane de cette région, celle qui tapisse la surface concave de l'organe, est uniformément piquetée de ponctuations minuscules et régulièrement espacées.

Or, à cette différence d'aspect extérieur correspond une différence notable de structure. La même FIG. 84 donne, en regard, et dessinées au même grossissement, en *B*, une coupe transversale de la première région, en *C*, une coupe de la seconde. D'un côté, en *B*, on peut voir une série de logettes

communiquant avec l'extérieur par une sorte de cheminée, dont l'ouverture circulaire constitue précisément l'orifice central des champs polygonaux; la paroi de l'alvéole, *f*, tournée vers l'intérieur du sac, est criblée de perforations vraisemblablement destinées à laisser passer l'air. En *C*, au contraire, la membrane est formée d'une simple lame de chorionine également perforée; elle doit à cette délicatesse de pouvoir se plisser comme le ferait une mousseline, FIG. **83**, γ, δ, ε, ζ.

Cet ensemble, on le devine, est d'une extrême légèreté et, surtout quand il est sec, n'offre guère de résistance. Comme l'appareil entier est exposé à l'air et aux intempéries, il est permis de se demander si la tige rigide qui surmonte l'œuf et en forme l'aiguille apicale, ne joue pas un rôle de soutien dans l'organisme. Ce rôle, toutefois, s'il doit lui être attribué, est certainement secondaire; l'aiguille apicale est une des parties essentielles de l'appareil pneumatique.

Pour le démontrer, il suffit de traiter l'organe en question par la méthode indiquée plus haut pour le chorion en général. La pièce préalablement desséchée est brusquement recouverte d'une goutte de gélatine glycérinée et examinée au microscope. On s'aperçoit alors que la tige n'est pas formée d'une chorionine homogène, FIG. **85**, mais qu'elle est creusée, au centre, de lacunes irrégulières, *l*, dont la forme est indiquée par le contour des bulles d'air emprisonnées, et qui communiquent avec l'extérieur par de nombreux canalicules, *c*, traversant l'épaisseur du chorion.

Bref, l'appareil pneumatique du *Sathrophyllia rugosa*, du *Phyllominus nodulosus*, du *Cleandus neriifolius*, est essentiellement composé d'un réservoir, où l'air extérieur pénètre après avoir été filtré, et d'où il sort en traversant le chorion de l'œuf, spécialement celui qui forme l'aiguille apicale; ce trajet est suivi en sens inverse par l'air expiré (1).

Mais s'il en est ainsi, on ne peut s'empêcher de faire un rapprochement entre cet organe et le dispositif observé précédemment chez le *Mecopoda elongata*, FIG. **77**. Des deux côtés l'air circule autour d'une tige centrale

(1) Les belles recherches de KORSCHELT (87*b*), sur l'œuf de certains Hémiptères aquatiques, tels que les *Nepa* et les *Ranatra*, suggèrent naturellement l'idée d'une étude analogue sur l'œuf des *Pseudophyllides*. KORSCHELT a pu s'assurer que les prolongements sétiformes que porte la coquille des *Ranatra* se formaient, comme ceux de *Nepa*, « im Inneren eigenthümlich modificirten Epithelzellen » (p. 333). « Die Bildung des Chitins der Eistrahlen, « ajoute l'auteur, » erfolgt nun innerhalb der Doppelzellen zwischen den beiden Kernen, und zwar auf die Weise, dass sich das dort befindliche Zellplasma direkt in die chitinöse Substanz umwandelt » (p. 343). L'absence de matériel jeune et bien fixé ne m'a pas permis de vérifier si l'aiguille apicale de l'œuf des *Pseudophyllides* avait une origine semblable.

transformée en filtre, avec cette différence toutefois que l'exochorion adhère à la tige chez les *Mecopoda*, tandis qu'il s'en est détaché chez les *Sathrophyllia* pour former un réservoir. Est-ce à dire que la respiration de l'œuf de cette dernière espèce exige une quantité d'air plus considérable que celle qui est requise par les œufs des autres *Locustiens?* Pas nécessairement, car l'appareil pneumatique des *Mecopoda* s'étend en réalité, comme l'exochorion lui-même, sur toute la surface de l'œuf; chez les *Sathrophyllia*, il n'occupe que sa région céphalique. Et cette remarque s'applique non seulement aux *Mecopoda*, mais encore à tous les *Locustiens* dont l'œuf ne possède pas d'appareil différencié; chez eux la respiration se fait par toute la surface de la coque; chez les *Pseudophyllides* elle est spécialement localisée dans sa région antérieure. Quel que soit le dispositif adopté, c'est la couche la plus externe du chorion qui joue le rôle principal dans le mécanisme de la respiration.

Après ce qui vient d'être dit, il est inutile d'insister sur la description de l'œuf du *Phyllominus nodulosus*: il est en tout semblable à celui des *Sathrophyllia*. Long de 9,5 mm, mesurant 1,3 mm de diamètre, il porte vingt et un à vingt trois micropyles distribués comme ceux du *Sathrophyllia rugosa*.

f) *Conocéphalides*. — L'œuf du *Conocephalus mandibularis*, FIG. 86, mesure 5,6 mm de longueur sur 1 mm de diamètre; celui du *Xiphidium dorsale* 5,5 mm sur 0,3 mm; celui de l'*Oxystethus pulcher* 5,5 mm sur 1 mm. Dans les trois espèces, l'œuf a donc sensiblement les mêmes dimensions; on peut ajouter qu'il a également la même forme. Long, fusiforme, fortement arqué, d'une coloration fauve clair, il se fait remarquer par la disproportion de son diamètre avec sa longueur. Il obéit à la règle générale pour l'orientation et c'est sa surface convexe, c'est-à-dire la face ventrale de l'embryon, qui porte l'appareil micropylaire.

Au point de vue de la structure, le chorion offre dans les trois espèces une constitution analogue; il est homogène, très mince et à surface divisée par des champs polygonaux, subdivisés eux-mêmes en polygones exceptionnellement petits.

L'appareil micropylaire se compose de onze ou douze orifices chez le *Conocephalus mandibularis* et le *Xiphidium dorsale*, de quatre à neuf chez l'*Oxystethus pulcher*. Les canalicules des *Conocephalus* sont très larges; ils ont un trajet sinueux chez les *Oxystethus*.

Dans aucune de ces trois espèces les micropyles ne forment de plage

bien délimitée; mais si le chorion de l'œuf ne subit pas dans leur voisinage de modification apparente, il acquiert cependant à cet endroit une rigidité plus grande. La région des micropyles, en effet, ne se dilate pas pendant la croissance de l'embryon comme le reste de l'enveloppe, et elle forme une légère dépression à la surface de l'œuf sur le point d'éclore.

La particularité la plus intéressante de l'œuf des *Conocéphalides* est l'existence de ce que l'on pourrait appeler une coupole pneumatique à l'extrémité céphalique de la coque.

Cette formation atteint un haut degré de différenciation chez le *Conocephalus mandibularis*, où la pointe inférieure de l'œuf est elle-même adaptée à la respiration.

Quand on examine un œuf durant les jours qui précèdent immédiatement l'éclosion, FIG. 87, on remarque, à l'extrémité antérieure, une région dont la coloration brunâtre tranche sur la teinte claire du chorion immédiatement adjacent. La limite de séparation des deux zones est nette; elle est encore accusée par une différence assez sensible dans la transparence. Tandis que les parois de la coupole terminale se laissent à peine traverser par la lumière, celles du reste de l'œuf sont assez minces pour permettre de constater que la tête de l'embryon n'atteint pas à beaucoup près l'extrémité de l'enveloppe (1). S'il est donc vrai, comme on va le voir, que l'air pénètre dans l'espace laissé libre, on peut admettre qu'il existe, chez le *Conocephalus mandibularis*, un réservoir d'air non plus extérieur comme celui des *Pseudophyllides*, mais localisé à l'intérieur, au-dessus du vertex de l'embryon.

La FIG. 88 représente une portion de l'enveloppe comprenant à la fois les deux régions du chorion; la partie supérieure est empruntée à la paroi de la coupole, la partie inférieure au chorion ordinaire.

La différence est trop sensible pour qu'il soit nécessaire d'y insister. L'examen de la région supérieure à la lumière réfléchie permet de distinguer, dans l'espace interpolygonal qui sépare les divers champs, une ligne claire qui se colore en noir lorsque l'on emploie la méthode préconisée plus haut pour l'étude des canalicules; des pores, surtout visibles dans les coupes transversales, mettent en communication ces espaces lacuneux avec l'intérieur de l'œuf.

Il n'existe pas de chambre polygonale proprement dite; chaque polygone est formé par un plateau massif que supporte une colonne de chorio-

(1) Cette remarque vaut également pour le *Niphidium dorsale*.

nine d'aspect fibrillaire; c'est par les fentes de séparation des divers plateaux que l'air pénètre dans l'épaisseur du chorion.

g) *Sagides.* — L'œuf du *Saga serrata* a été décrit par Bérenguier (05) qui en a donné les dimensions, la forme générale et l'aspect extérieur; il suffira d'ajouter quelques mots sur la structure de son enveloppe et sur la disposition de l'appareil micropylaire.

Ce qui frappe tout d'abord, c'est l'extraordinaire épaisseur du chorion du *Saga serrata*. On peut comparer l'image donnée par la fig. **89**, avec celle des fig. **68**, **76**, **80**, **90**, **91** : elles ont toutes été dessinées au même grossissement.

En coupe transversale, fig. **89**, la coque du *Saga serrata* se montre formée d'une chorionine poreuse à peu près identique à tous les niveaux; elle semble atteindre son maximum de densité au voisinage de la surface tant interne qu'externe.

L'appareil micropylaire est des plus simples : deux ou trois micropyles, quelquefois rapprochés les uns des autres, le plus souvent disséminés, s'observent sur la face ventrale convexe ou même sur une des faces latérales de l'œuf, à peu de distance de son extrémité inférieure.

Une coupe transversale, fig. **89**, pratiquée dans cette région, montre que chacun des canalicules s'ouvre, au sommet d'un petit cône, par un cratère auquel fait suite une cheminée, verticale dans sa partie supérieure, mais qui s'incurve bientôt pour déboucher obliquement dans l'intérieur de l'œuf. Le cône d'entrée est entouré d'une dépression circulaire dont le bord extérieur, en se relevant légèrement, forme, suivant l'expression de Bérenguier, une sorte de cupule autour de chaque orifice.

Le *Saga serrata* présenterait donc, au point de vue de l'appareil micropylaire, de légères différences avec le *Saga syriaca*.

h) *Decticides.* — Loin d'avoir une forme caractéristique comme celui des *Conocéphalides* ou celui des *Phanéroptérides*, l'œuf des *Decticides* possède l'aspect extérieur de la plupart des œufs d'Insectes. Il est cylindrique et plus ou moins arrondi aux deux extrémités; ce qui rend son orientation difficile sans le secours de l'appareil micropylaire.

Sa coloration est assez variable. A côté de la coquille blanchâtre du *Thamnotrizon cinereus*, on trouve la coque grise du *Decticus* et celle à peu près noire des *Platycleis*, de l'*Anterastes Raymondi*, etc.

Malgré cela, la structure du chorion est uniforme; elle se ramène au type décrit par les auteurs chez les *Decticus*. L'enveloppe de l'œuf est for-

mée de deux couches dont l'une, inférieure, est compacte, et l'autre, externe, est ouvragée. A chaque champ polygonal correspond un alvéole communiquant avec l'extérieur par un orifice circulaire. Au lieu d'être élargie à la base, la cavité alvéolaire est creusée en un entonnoir dont les parois sont pleines, et non plus dilatées, comme chez le *Locusta viridissima*, par la présence d'un canal interne.

Il n'existe pas chez les *Decticides* d'appareil pneumatique différencié; la structure du chorion suggère néanmoins quelques remarques. Quand on traite l'enveloppe de l'œuf par la méthode de la dessiccation, on s'aperçoit qu'une ligne noire divise en deux la cloison de séparation des champs polygonaux vus de face, et que cette ligne est reliée par des hachures perpendiculaires au bord interne de la cavité alvéolaire. Ce trait noir dessine, en réalité, le contour des polyèdres de chorionine élaborés par les cellules choriogènes, et il y a lieu de se demander si cet espace intercellulaire, dilaté ou non en canal, n'est pas, en fin de compte, l'agent principal de l'aération de l'enveloppe.

Le *Platycleis grisea* possède la structure du chorion la plus simple. Son œuf mesure 4,3 mm sur 1,1 mm et compte dix à douze micropyles formant une pseudo-plage au voisinage de l'extrémité inférieure et sur la face ventrale. Les alvéoles de l'exochorion y sont réduits à une cavité lenticulaire que recouvre une mince lame de chorionine de coloration très foncée et percée, au centre, d'un orifice, FIG. 90 (1).

Cette dernière disposition s'observe chez le *Thyreonotus corsicus*, avec une légère différence cependant. La lame du chorion servant d'opercule à l'alvéole, est un peu plus épaisse et rayée de stries transversales. Par ailleurs, l'œuf n'offre aucune particularité saillante. Il mesure 4,2 mm de longueur. 1 4 mm de diamètre et possède huit à dix micropyles.

La différence signalée chez les *Thyreonotus* s'exagère encore dans l'œuf de l'*Anterastes Raymondi*; les alvéoles sont fermés par une lame épaisse,

(1) Cette structure se modifie légèrement au voisinage de l'extrémité antérieure de l'œuf. De mince qu'il était, l'opercule devient épais, vigoureusement strié dans le sens transversal et, à une certaine distance de la pointe, le chorion du *Platycleis grisea* a tous les caractères de celui de l'*Anterastes Raymondi*. La modification s'exagère à mesure que l'on se rapproche de l'axe de l'œuf et, au pôle céphalique, les chambres alvéolaires sont vastes, profondes, fermées par un opercule à bord externe très épais. Il semble assez logique de donner à ce dispositif la valeur d'un appareil pneumatique; la région ainsi différenciée est cependant trop restreinte pour avoir un rôle prépondérant dans le mécanisme de l'aération de la coquille; l'ensemble des chambres lenticulaires qui couvrent le reste de l'œuf, forme un réservoir d'air d'une importance au moins aussi grande.

dont les stries transversales sont particulièrement nettes, FIG. **91**. La coque a 4,1 mm dans le sens de son grand axe et 0,4 mm de diamètre; on y compte onze ou douze micropyles.

La cavité interne des alvéoles perd sa forme lenticulaire chez le *Thamnotrizon cinereus*, par suite de l'élévation de ses parois latérales. Les dimensions de l'œuf sont les suivantes : 4,2 mm sur 0,8 mm. Sans former de plage à proprement parler, les vingt-trois micropyles du *Thamnotrizon cinereus* sont ramassés en un point de la surface, dont l'aspect luisant contraste avec la teinte blanc mat du reste de l'enveloppe, et rend aisée l'orientation.

On connait la structure du chorion des *Decticus*. L'appareil micropylaire du *D. verrucivorus* est, comme celui du *Locusta viridissima*, formé de six à huit orifices isolés ou réunis en groupes de deux ou trois; l'œuf mesure 4 7 mm sur 1,5 mm.

i) *Callimènides*. — Le *Callimenus Pancici* possède un œuf volumineux dont les dimensions, toutefois, sont faibles comparativement à celles du corps de l'Insecte. Le grand axe de la coque a 8,6 mm, son diamètre 2,5 mm.

Une particularité caractérise le chorion du *Callimenus Pancici* : c'est l'exagération, dans le sens vertical, des crêtes de séparation des champs polygonaux; il en résulte la formation, autour de chaque champ, d'une collerette à bords minces et transparents. La FIG. **92** met sous les yeux une coupe transversale de la coque, et donne une idée de la hauteur des collerettes, *co*, comparée à l'épaisseur du chorion; on remarquera en même temps la structure poreuse de la chorionine sous-jacente.

L'appareil micropylaire comprend sept ou huit micropyles, situés à l'endroit ordinaire; il n'existe pas chez le *Callimenus Pancici* de dispositif pneumatique différencié.

j) *Ephippigérides*. — La description de l'œuf des *Ephippigérides* a été relevée plusieurs fois au cours des recherches bibliographiques dont l'exposé précède ce chapitre. On connait l'œuf des *Ephippigera vitium*, *terrestris*, *confusa* et *rugosicollis*; voici, pour compléter, quelques détails sur l'œuf des *E. biterrensis* et *areolaria* :

Le premier mesure 5,4 mm de longueur et 1,3 mm de diamètre; le second 3,6 mm et 1,5 mm. On compte huit à dix micropyles isolés chez l'*E. biterrensis*; cinq ou six, associés par groupes de deux ou trois, chez l'*E. areolaria*. Il est intéressant de noter la différence qui sépare, au point de vue du nombre des micropyles, l'*E. rugosicollis* de ces deux espèces d'Ephippigères. L'*E. rugosicollis* possède, en effet, vingt-trois orifices micropylaires isolés les

uns des autres, et formant une plage étendue sur la face ventrale de l'œuf; l'*E. vitium* a le même nombre de micropyles que l'*E. biterrensis*.

Quant à la structure du chorion, elle est à rapprocher de celle que l'on vient d'étudier chez les *Decticides*: à la couche de chorionine banale est superposé un exochorion alvéolé, caractérisé surtout par l'épaisseur des parois latérales et superficielles des cavités alvéolaires.

Ici encore l'épaisseur des cloisons se dédouble en deux lames striées transversalement et séparées par un espace vide rempli d'air; cette disposition est surtout nette chez l'*E. areolaria*; les limites latérales des polyèdres n'y sont pas cependant, comme chez le *Decticus verrucivorus*, visibles à travers toute l'épaisseur du chorion.

Si la largeur des cloisons interpolygonales donne à l'œuf des Éphippigères un aspect extérieur qui lui est propre, ce caractère, toutefois, ne saurait être attribué à tous les représentants de la tribu; l'œuf du *Platystolus surcularius* se rapproche beaucoup plus, par la structure du chorion, de celui du *Locusta viridissima* que de celui des *Ephippigera*.

L'œuf du *Platystolus surcularius* n'offre rien de spécial au point de vue de la forme extérieure; le nombre des micropyles s'y élève à dix ou onze; ceux-ci sont isolés les uns des autres et séparés par des champs polygonaux de constitution normale. Le seul intérêt véritable est offert par la structure de la coque.

Vu par la face externe, le chorion semble perforé de ponctuations petites et régulièrement espacées; chacune de ces ponctuations représente l'orifice d'entrée d'une cavité alvéolaire de forme particulière. Comme le prouvent les coupes tangentielles, l'alvéole est réduit à un simple tube dont l'extrémité inférieure seule est dilatée, et occupe toute la largeur du champ polygonal.

Cette notion préliminaire est indispensable pour interpréter les données fournies par les coupes transversales, dont l'aspect déroute au premier abord l'observation, mais qui ne font que reproduire, légèrement modifiée, l'image donnée par le chorion des *Locusta*. Comme ce dernier, le chorion du *Platystolus surcularius* est formé de deux zones superposées : une zone interne faite de chorionine homogène et une zone superficielle lacuneuse, FIG. 93. Toute la différence réside dans les dimensions respectives des alvéoles et des canaux alvéolaires. Tandis que chez le *Locusta viridissima*, la cavité des alvéoles, FIG. 68, *a*, est large, et le canal, *ca*, étroit, chez le *Platystolus surcularius* l'alvéole, *a*, est tubuliforme, et le canal, *ca*, beaucoup

plus large que lui, occupe, de plus, toute la hauteur de la cloison interpolygonale, au lieu d'en occuper seulement la moitié supérieure. Des pores, assez grands et peu nombreux, font communiquer la chambre polygonale avec le canal d'aération voisin.

On ne trouve pas, chez le *Platystolus surcularius*, la modification de l'exochorion signalée dans la région céphalique de l'œuf du *Locusta viridissima*.

k) *Hétrodides*. — Par sa forme extérieure, sa coloration, l'œuf du *Pycnogaster Graellsi* rappelle celui du *Decticus verrucivorus*; sa structure le rapprocherait plutôt de l'œuf des *Ephippigera*. Long de 5,6 mm, mesurant 1,7 mm de diamètre, il a les deux bouts arrondis, la face dorsale plane, la face ventrale bombée; c'est cette dernière qui porte, comme à l'ordinaire, les micropyles au nombre de quatorze ou quinze. Ils sont isolés et forment une plage mal délimitée.

La surface du chorion est divisée en champs polygonaux à contours assez flous, mais dont la structure, cependant, ne diffère point des types précédemment décrits; on en jugera par le fragment de coupe transversale reproduit par la FIG. 94.

l) *Gryllacrides*. — Avec la tribu des *Gryllacrides*, on aborde l'étude d'un œuf d'un type tout à fait nouveau; il est nécessaire de s'y arrêter quelques instants. L'œuf du *Gryllacris abbreviata* et celui de l'*Eremus elegantulus* ressemblent, par la forme, aux œufs des Locustiens ordinaires. Le premier mesure 4,6 mm de longueur sur un peu plus de 1 mm de diamètre; les dimensions du second sont 4,5 mm et 1,4 mm.

Au lieu de se terminer en pointe, l'extrémité antérieure de l'œuf de l'*Eremus Decolyi*, FIG. 95, est tronquée et creusée en forme de cuvette. La facilité avec laquelle le fond de cette cuvette se détache du reste de l'enveloppe dans les coupes, laisserait croire qu'il est mobile et constitue une sorte d'opercule; on s'assure par la dissection qu'il n'en est rien; le fond de la cuvette est intimement soudé aux régions voisines de la coque. L'œuf de l'*Eremus Decolyi* mesure 4,6 mm dans le sens de son grand axe et 1,2 mm de diamètre.

Celui du *Gryllacris Artinii*, FIG. 99, a des proportions un peu supérieures; il mesure 5 mm sur 1,4 mm. Son extrémité céphalique affecte, de plus, une forme spéciale. Elle est tronquée comme celle de l'*Eremus Decolyi*, mais en apparence seulement et porte à son sommet une formation dont l'aspect rappelle assez celui d'une pomme de pin. Cette fois encore il a été

constaté que l'enveloppe de l'œuf et son appendice terminal formaient un tout inséparable.

La règle générale énoncée plus haut pour l'orientation de l'œuf, s'applique aux *Gryllacrides*; la face convexe est en même temps la face ventrale, et c'est cette dernière qui porte l'appareil micropylaire.

A ces données morphologiques, il faut ajouter quelques détails sur la structure. On connaît les réactions chimiques de la chorionine établies par Henneguy (04, p. 295), après expérience faite sur l'œuf de divers Insectes étrangers à l'ordre des Orthoptères. Le chorion se dissout facilement dans la potasse et dans l'acide chlorhydrique, et se distingue ainsi de la chitine sur laquelle ces réactifs n'ont aucune action.

De fait, la résistance du chorion des *Locustiens* à l'action de la potasse, aussi bien qu'à celle de l'acide chlorhydrique, est considérable; une seule tribu semble faire exception, celle des *Gryllacrides*.

Maintes fois, au cours de ce travail, il a été nécessaire de recourir au premier de ces deux réactifs, pour rendre aux œufs desséchés leur forme naturelle et la souplesse de leur enveloppe. Or, tandis que le chorion de la plupart des Locustiens supporte, sans altération visible, un séjour de plusieurs heures dans une solution concentrée de potasse caustique à chaud, celui des *Gryllacrides* étudiés y est complètement dissous en moins d'une heure.

Il n'en est pas de même pour l'acide chlorhydrique, dont l'action sur le chorion des *Gryllacrides*, comme d'ailleurs sur celui d'autres Locustiens, est à peu près nulle (1).

Traité par l'acide sulfurique au dixième, le chorion donne lieu à la formation de nombreux cristaux de gypse, dont la présence révèle l'existence du calcium au sein même de la substance organique (2).

(1) Voici, à titre de renseignement, les résultats comparés d'expériences faites sur le chorion du *Locusta viridissima* et sur celui de l'*Eremus elegantulus* :

1. *Solution concentrée de potasse.* — Deux parcelles d'égal volume sont prélevées sur la coque de l'œuf de ces deux Insectes et mises en même temps dans la solution sur une platine chauffante. Le chorion de l'*Eremus elegantulus* gonfle, s'étend, et au bout de dix minutes environ a triplé ses dimensions; la dissolution commence alors; en cinquante-cinq minutes elle est achevée. Après vingt-quatre heures du même traitement, le chorion du *Locusta viridissima* n'a subi aucune altération.

2. *Acide chlorhydrique.* — Le chorion des deux Insectes y séjourne plusieurs jours sans offrir aucune trace d'altération.

(2) La présence du calcium dans l'enveloppe de l'œuf n'est pas un fait nouveau chez les Orthoptères. Pantel (19 l'a signalé dans l'œuf des Phasmides, où il forme « une couche cristalline, en général bien distincte au côté interne de l'exochorion. Chez le *Donusa prolixa*, cette couche est formée d'éléments anguleux, raccourcis et accolés entre eux avec une certaine régularité, ou

Cette divergence dans les propriétés chimiques a son contre-coup au point de vue physique; le chorion des *Gryllacrides*, malgré sa faible épaisseur, n'a pas la souplesse de celui des autres Locustiens et se brise au moindre effort.

La structure de l'enveloppe elle-même pourrait servir à caractériser la tribu; elle est remarquable par les grandes dimensions des champs polygonaux et la richesse du dessin de son chorion qui, dans aucun des groupes étudiés, n'atteint une pareille élégance.

La particularité signalée plus haut chez le *Callimenus Pancici* offre ici son maximum d'intérêt. Les crêtes interpolygonales forment autour de chaque champ une sorte de collerette qui, au lieu de rester perpendiculaire à la surface de l'œuf, est inclinée vers son pôle céphalique.

La FIG. 96 réunit les divers aspects que peut offrir le chorion de l'*Eremus Decolyi* vu par la face extérieure. A gauche, le dessin représente l'image donnée par une mise au point superficielle. Sous les contours vagues, *a*, délimitant le bord des alvéoles, on discerne des écailles, *e*, à pointe échancrée, et orientées vers le pôle inférieur de l'œuf Si l'on abaisse l'objectif, les écailles disparaissent et, dans l'épaisseur de la paroi interalvéolaire correspondant à leur pointe, se dessine une cavité allongée, *cv*, communiquant avec l'extérieur par une ouverture médiane et prolongée dans l'épaisseur de la coque par des digitations qui lui donnent la forme des spicules calcaires de certains Alcyonaires. Dans les préparations montées au baume après déshydratation, la cavité n'est plus visible et le chorion prend l'aspect indiqué dans la partie droite du dessin : des zig-zags réguliers, aux sinuosités alternantes, courent d'une extrémité à l'autre de l'enveloppe FIG. 96 *z*.

Sans offrir la même variété d'images, la coque des autres *Gryllacrides* n'a rien à envier, pour l'élégance, à celle de l'*Eremus Decolyi*.

La FIG. 97, *A*, représente une portion du chorion de l'*Eremus elegantulus* vu également par la face externe; le côté gauche du dessin donne

allongés et enchevêtrés; dans des régions speciales, comme l'éminence qui surmonte l'opercule, il en existe de complètement isolés parmi lesquels des tables ou des prismes à sommets et arrêtes vifs, souvent mâclés » (p 1). L'examen microscopique ne permet pas de déceler la présence de cristaux dans le chorion des *Gryllacrides*, mais la formation du gypse, après traitement par l'acide sulfurique dilué, suffit à prouver l'existence du calcium dans la coquille, où il serait donc intimement uni à la substance organique. Il est probable qu'il en est de même chez un grand nombre de Locustiens et de Grilloniens; c'est ce que tendent à prouver les expériences faites sur une certaine quantité d'œufs.

l'aspect d'une mise au point superficielle, le côté droit, celui d'une mise au point profonde.

Si l'on examine la coque à la lumière directe, on ne distingue pas les contours des champs polygonaux, mais seulement les alvéoles obliques formés par l'exagération de leurs crêtes bordantes, dont la vue évoque tout naturellement le souvenir de certains Bryozoaires marins.

A la lumière réfléchie, l'enveloppe de l'œuf offre une image très différente. Une mise au point superficielle laisse voir des sortes d'écailles imbriquées comme celles des cônes de pins; mais cet aspect change brusquement si l'on fait les coupes optiques. A l'intérieur de chaque polygone apparaît une croix de couleur sombre, $c_1$, contiguë par l'extrémité de ses bras aux croix des polygones voisins et séparée d'elles par une autre croix plus grossière, $c_2$.

La simplicité de l'image fournie par les coupes longitudinales de la coque, FIG. 97, *B*, contraste singulièrement avec la complication de ce dessin. La section sagittale d'un alvéole ne laisse voir que deux crêtes interpolygonales, *c*, dont la base est épaissie et le bord libre fortement incliné sur la surface de l'œuf; un trait horizontal, *l*, indique, dans l'épaisseur de chaque crête, les limites respectives des polyèdres de chorionine (1).

Telle est la structure de l'œuf de l'*Eremus elegantulus*; on trouverait chez les *Gryllacris abbreviata* et *Artinii* une disposition analogue.

Au lieu d'être lisse comme celui de l'*Eremus elegantulus*, le champ polygonal du *Gryllacris Artinii* est hérissé de petits tubercules; les tubercules font place à des épines chez le *Gryllacris abbreviata*. De plus, la collerette plissée qui donne à l'œuf de l'*Eremus elegantulus* son aspect caractéristique, a des bords réguliers chez le *Gryllacris Artinii* et la fausse écaille, au lieu de se terminer en pointe mousse, a l'extrémité échancrée en demi-cercle. Enfin, le champ polygonal est allongé dans le sens du grand

(1) L'histoire du développement de l'œuf de l'*Eremus elegantulus* serait intéressante à faire. La cellule choriogène possède, dès le début de sa vie active, deux noyaux, la plupart du temps réniformes et accolés par leur bord concave. Dans la suite, la cellule s'allonge en obliquant vers le pôle céphalique de l'œuf comme l'alvéole qu'elle doit former, et sa base se découpe en pseudopodes pour modeler les aspérités du chorion.

Au moment où s'achève la période de son activité fonctionnelle, la cellule choriogène a des dimensions considérables. Le cytoplasme est accumulé à son extrémité périphérique et, fidèles à la loi cytologique dont un travail déjà ancien (Étude sur les fibres musculaires d'*Ascaris*. I. Fibres pariétales; La Cellule, t. XXVII, 1er fasc., p. 191, Louvain, 1911) m'a permis jadis de signaler une intéressante application, les noyaux toujours accouplés, ont émigré dans cette région où s'élaborent les derniers éléments de l'enveloppe de l'œuf, les bords de la collerette dont on a parlé.

axe de l'œuf chez l'*Eremus elegantulus* et le *Gryllacris Artinii*; dans le sens de son diamètre chez le *Gryllacris abbreviata*.

Par l'appareil micropylaire, l'œuf des *Gryllacrides* s'écarte notablement du type décrit chez les autres Locustiens. La divergence porte sur deux points : la réduction du nombre des micropyles et leur tendance à s'éloigner du pôle inférieur de la coque pour en occuper la région moyenne.

La réduction du nombre est remarquable; on compte trois micropyles chez le *Gryllacris Artinii*, un ou deux chez l'*Eremus Decolyi*, deux chez l'*Eremus elegantulus*. Chez toutes ces espèces, les micropyles sont placés sur la face convexe de l'œuf. Il est clair que la situation de l'appareil micropylaire dans la région moyenne de l'œuf, rend l'orientation de ce dernier difficile toutes les fois qu'une formation spéciale n'en indique pas l'extrémité céphalique. Dans ce cas, c'est à la direction des alvéoles qu'il faut recourir pour situer l'œuf; ainsi en est-il en particulier pour le *Gryllacris abbreviata* et l'*Eremus elegantulus*.

Les micropyles sont toujours isolés et rendus évidents par les dimensions du champ polygonal où ils se sont formés. On peut en juger par la FIG. **98**, où a été représenté un des orifices micropylaires de l'*Eremus elegantulus*; le canalicule s'enfonce à peu près verticalement dans le chorion et, sans dépasser les limites du polygone, se coude à angle droit pour prendre une direction perpendiculaire à la première et venir déboucher sur la face interne de la coque.

Pour achever la description de l'œuf des *Gryllacrides*, il reste à dire un mot de l'appareil pneumatique.

Il semble difficile d'attribuer un rôle dans l'aération de l'œuf à la cupule terminale de l'*Eremus Decolyi*. La chorionine qui en forme le fond prend un aspect granuleux lorsqu'elle a été desséchée, mais les autres régions de la coque offrent les mêmes caractères et il est vraisemblable d'admettre que l'œuf de l'*Eremus Decolyi* respire par toute sa surface.

Il faut en dire autant de celui de l'*Eremus elegantulus*, bien que les coupes axiales de son extrémité céphalique révèlent l'existence, dans cette région, d'un chorion moins homogène, découpé en prismes polygonaux de forme régulière.

Seul, l'œuf du *Gryllacris Artinii* possède un appareil pneumatique différencié, en tout comparable à celui du *Mecopoda elongata*. L'appendice terminal est essentiellement formé d'un axe de chorionine poreuse et traversée de canalicules, servant de support à des alvéoles très profonds et

sans communication entre eux, dont les parois s'amincissent à l'extrémité et s'appliquent les unes contre les autres pour former le cône écailleux dont on a parlé plus haut. La FIG. 100 représente une coupe axiale de ce cône; il est assez naturel de supposer que l'air des alvéoles filtre à travers la chorionine centrale et gagne ainsi l'intérieur de l'œuf.

m) *Sténopelmatides.* — Les *Sténopelmatides*, à l'exception de l'*Oryctopus Bolivari* possèdent des œufs de dimensions normales. Ils sont cylindriques, arrondis aux deux bouts et, en dehors de l'appareil micropylaire, n'offrent aucun caractère extérieur permettant de les orienter sûrement.

Deux particularités méritent d'être notées : la première concerne la nature du chorion, qui perd sa teinte jaunâtre ou fauve et devient absolument blanc et transparent comme celui des Grilloniens; la seconde a trait à l'appareil micropylaire. Non seulement les micropyles n'occupent plus la région inférieure de l'œuf, disposition déjà signalée chez les *Gryllacrides*, et qui rapproche ces deux tribus de Locustiens de la famille des Grilloniens, mais leur aspect extérieur même rappelle celui des micropyles de Grillons.

L'œuf du *Troglophilus neglectus* mesure 3,5 mm de longueur et 1,4 mm de diamètre; celui du *Dolichopoda Linderi*, 4 mm sur 1,4 mm.

Le chorion des *Troglophilus* est très mince et, comme on l'a dit, tout à fait transparent. Sa structure n'offre point l'intérêt que présente son aspect extérieur. Il est décomposé en champs polygonaux dont les crêtes basses et tronquées ne portent plus les hachures transversales communes aux œufs de la plupart des Locustiens. Dans la région moyenne de l'enveloppe, on découvre huit ou neuf micropyles occupant chacun le centre d'une rosace formée par six polygones légèrement modifiés; les canalicules sont longs et parallèles. La FIG. 101 représente un des micropyles du *Troglophilus neglectus*.

Chez l'*Oryctopus Bolivari* l'œuf atteint un diamètre considérable, 3 mm sur 4,5 mm seulement de longueur; ce qui lui donne une forme globuleuse assez rare chez les Locustiens, FIG. 102. Les champs polygonaux sont séparés par des crêtes étroites et n'ont pas la régularité de ceux des *Troglophilus*. Il en résulte pour l'appareil micropylaire, composé de quatre à cinq orifices, une disposition irrégulière des polygones qui forment les rosaces. La longueur des canalicules égale onze ou douze fois la largeur d'un champ polygonal.

DEUXIÈME PARTIE.

# Physiologie.

Afin de mettre plus d'ordre dans cette partie du travail, où les données de l'anatomie vont souvent de pair avec celles de la physiologie, on étudiera successivement les préliminaires de la ponte, la ponte, l'œuf et l'éclosion; une revue rapide des données de la bibliographie précédera, comme à l'ordinaire, l'exposé des observations.

## CHAPITRE I.

## Préliminaires de la ponte.

Sous ce titre, rentrent deux questions d'un ordre différent : le choix que fait l'Insecte d'un milieu favorable et l'enfoncement de l'ovipositeur dans le milieu choisi.

### § I. Choix du milieu.

S'il existe quelques données précises sur la ponte de plusieurs espèces de Locustiens, il y a malheureusement des tribus entières dont l'éthologie est encore à faire; la bibliographie se tait sur les *Prochilides*, les *Tympanophorides* et les *Calliménides*.

Dans le but de faciliter la lecture, les résultats acquis ont été groupés dans l'ordre d'apparition des travaux; mais on a réservé pour l'exposition certains détails qui trouveront mieux leur place dans les paragraphes consacrés à l'étude de tel ou tel point en particulier. Le nom de l'auteur et la date qui accompagnent ces extraits permettront toujours de recourir à la liste chronologique et d'y situer le passage cité.

#### A. Revue bibliographique.

Il semble que les premiers détails éthologiques concernant les Locustiens aient été fournis par la tribu des *Decticides*. Dès 1746 Rösel signale la ponte des *Decticus* comme s'effectuant dans le sol. Vingt-cinq ans plus tard seulement, De Geer (71) mentionnera la présence du *Mecomema varium* sur le tronc des ormes de Hollande.

En 1835, Brullé reprend les observations de Rösel sur les *Decticides* et dit que la femelle des *Decticus* choisit, pour effectuer sa ponte, « une terre légère et facile à percer ». Ces données seront, bientôt après, confirmées par Burmeister (38), Serville (39) et Ratzeburg (39).

Coquerel (50) signale les premières sauterelles qu'il ait vu pondre dans un arbre. Peut-être s'agit-il du *Meconema varium*. Quoi qu'il en soit, la même année Jacquelin Duval (50) trouvait « une femelle de cet insecte occupée à pondre dans l'écorce d'un ormeau sur les boulevards intérieurs de Paris. Les deux lames de l'oviducte, un peu écartées pour le passage des œufs, étaient implantées fortement dans l'écorce » (p. xliv).

Lacaze-Duthiers (52) ne fait l'étude spéciale d'aucune tribu; il se contente d'affirmer d'une façon générale que les Locustiens qu'il étudie déposent leurs œufs dans la terre. Fischer (53) est un peu plus explicite : « Ova ovipositoris ope ab aliis in terra;... ab aliis verisimiliter in aliis plantarum partibus deponuntur » (p. 196) et, plus loin, il remet en mémoire l'observation faite par von Heyden sur le *Meconema varium* dont les jeunes larves se développeraient dans les galles du *Cynips quercus* (p. 341).

En 1868, Hagen montre « specimens of the stem of the cotton plant, sent to him from Euawa, Chicot C°., Arkansas; the stem had been longitudinally punctured to receive in its pith the eggs of an orthopterous insect; the eggs were pale yellow, one fifth of an inch long, cylindrical, bluntly pointed and a little tapering at the end from which the larva emerges; the other extremity was rounded. The person who sent the twigs stated that the eggs were also found in blackberry vines, and were laid by a species of Locustarian resembling the Katy-did » (p. 434).

A la même époque Scudder (68) complète ces documents : « He had received similar twigs from Mississipi, together with a specimen of the insect reported to have laid the egg; it proved to be an undescribed species of *Xiphidium* » (p. 435). Il rappelle ensuite une observation analogue faite auparavant par S. I. Smith, et relatée dans les « Proceedings of the Portland Society of Natural History ». — Cet auteur « has found a specimen of the conical headed grasshopper, *Conocephalus ensiger*, with its ovipositor forced down between the root leaves and the stalk of a species of *Andropogon* » (p. 435).

Plus tard Scudder, dans « Entomological notes » (p. iv; p. 64), décrira l'Insecte signalé par Hagen, sous le nom d'*Orchelimum gossypii* ajoutant que deux autres espèces, l'*Orchelimum glaberrimum* Burm., et l'*Orchelimum fasciatum* Scudd., ont les mêmes habitudes.

LEYDIG (71) a surpris la femelle de l'*Odontura serricauda* (= *Barbitistes serricauda* FABR.) « welches damit beschäftigt war, seinen Legesäbel in die Ritze eines verwitterten Pfostens am Weggeländer einzusenken » (p. 261, en note).

Même remarque de la part de KRAUSS (73), au sujet de l'*Odontura alborittata* (= *Leptophyes alborittata* KOLLAR), qu'il a vu enfoncer son ovipositeur dans les plus petites fentes d'une vieille clôture de bois et y déposer ses œufs. L'auteur a été frappé par l'attitude de la pondeuse, attitude qu'il retrouve chez l'*Odontura serricauda* FISCHER (= *Barbitistes serricauda* FABR.) et l'*Odontura camptoxipha* FIEB. (= *Isophya camptoxipha* FIEB.) qui déposent leurs œufs dans la terre.

Au dire de RILEY (74), le *Microcentrus retinervis* BURM. (= *Orophus retinervis* BURM.) déposerait ses œufs sur les rameaux de certains arbustes. La description des préliminaires de cette ponte, description qui révèle chez l'auteur un remarquable don d'observation, mérite d'être citée en entier. « Selecting a twig of about the size of a common goose-quill, this provident mother prepares it for the reception of her eggs by biting and roughening the bark with her jaws for a distance of two or three inches. This bite is not gradual like that made when feeding, but is sudden and vigorous, the insect chewing and pressing the twig each side so as to form an edge. This operation is accompanied by a sudden nervous shake of the body from side to side, and lasts sometimes but two or three minutes, sometimes more than ten. When the operation is accomplished to her satisfaction, she clutches with her front feet the stem to be used, and anchors the middle and hindmost feet for the most part upon contiguous leaves or branches, and often quite wide apart. Then, if she has her head in an upward direction (for it seems to be immaterial to her whether the eggs are placed from below up or *vice-versa)*, she begins at the lower end of the roughened portion of the twig, and after fretting it anew with her jaws and measuring and feeling it over again and again with her palpi, as if to assure herself that all is as it should be, she slowly — with much apparent effort, and not without letting it partly fall several times — curls the abdomen under until the lower edge of the curved ovipositor is brought between the jaws and palpi by which it is grasped and guided to the right position » (p. 156-157).

Les œufs du *Phaneroptera curvicauda* DE GEER (= *Scudderia furcata* BR.) « are deposited singly in the edges of leaves between the upper and under cuticles » (l. c., p. 165); ceux du *Platyphyllum concavum* HARR.

(= *Pterophylla camellifolia* Fabr.) - are thrust, by means of the sharp ovipositor, into crevices and soft substances, and probably in a state of nature, into the crevices of loose bark or into the soft stems of woody plants - (l. c., p. 167).

Dewitz (75) désigne expressément le *Locusta viridissima* comme effectuant sa ponte dans le sol.

On retrouve l'année suivante, reproduites par Girard (79), les indications de Serville et de Fischer concernant la ponte des Locustiens et celle du *Meconema varium* en particulier.

D'après Perris (76), le *Xiphidium fuscum* pondrait entre les feuilles des galles produites au sommet de certains roseaux par un Diptère.

Bertkau (76) assiste à la ponte du *Meconema varium* et de l'*Odontura punctatissima* (= *Leptophyes punctatissima* Bosc.); ces deux Insectes déposent leurs œufs un à un dans le creux des écorces.

L'année suivante Graber (77) écrit, en parlant à son tour du *Leptophyes punctatissima* : - Die Laubheuschrecken haben es z. Th. noch schwerer, weil sie mit ihrem meist sägeartigen Legeinstrument erst eine Oeffnung in einen Pflanzenstengel schneiden müssen, ehe sie die Eier, bald einzeln, bald partienweise, unter Dach und Fach bringen - (p. 143).

D'après Brehm et Kunckel d'Herculais (80), le *Meconema varium* - se tient uniquement sur les chênes; aussi, disent-ils, peut-on lui donner le nom de sauterelle des chênes. - Kunckel d'Herculais rappelle deux observations de Taschenberg, relatives à la ponte de l'Insecte : - J'ai observé une fois, le 15 octobre, dit Taschenberg, une femelle qui avait enfoncé sa tarière à une grande profondeur entre les rugosités d'une écorce pour y déposer ses œufs. Une autre fois, j'ai retiré au printemps une de ces larves d'une galle abandonnée par les hyménoptères, dans laquelle elle s'était introduite à l'automne - (p. 439).

La ponte du *Meconema varium* dans les galles du *Cynips Kollari* est signalée la même année par Fitch (80).

On relève dans le travail de Brunner (82) une phrase sur la ponte des *Phanéroptérides*; la voici : - Die Weibchen legen ihre linsenförmigen Eier einzeln in Ritzen dürrer Pflanzenstengel - (p. 254).

Avec Berlese (82), dont le travail est postérieur de deux mois seulement à celui de Brunner, la question se précise. - Le *Phaneroptere* depongono le loro uova sullo corteccia degli alberi, tra fibra e fibra della stessa (ad es. di *Vitis vinifera*) purche sia facilmente separabile perchè, il succhiello è smussato; agisce quest' organo come una vera saga - (p. 201).

Au dire de GADEAU DE KERVILLE (1), le *Pseudophyllanax imperialis* pondrait dans la terre six à huit œufs allongés et blanchâtres

La ponte de l'*Ephippigera rugosicollis* a fait l'objet de plusieurs travaux. Elle est décrite une première fois par BOUTAN (88), dont les observations seront confirmées plus tard par PIÉRON (09) et S. PEREZ (10). Les trois auteurs s'accordent à dire que l'*E. rugosicollis* pond dans les végétaux.

WHEELER (90) a observé la ponte du *Xiphidium ensiferum*. L'Insecte « legt die Eier unter die Schuppen der auf Weiden erzeugten Gallen von *Cecidomya salicis-gnaphaloïdes* ab » (p. 475).

Les « Souvenirs Entomologiques » de FABRE contiennent, dans la sixième série, une description de la ponte du *Decticus albifrons*; celle-ci s'effectue dans le sol. Dans un travail subséquent du même auteur (96), ces données sont confirmées.

D'après MORGAN (01), l'*Orchelimum agile* déposerait ses œufs dans la tige du cotonnier.

L'*Ephippigera vitium*, observé par XAMBEU (03), pond dans le sol. Au dire d'HANCOCK (04), l'*Orchelimum glaberrimum* confie sa ponte aux tiges de diverses plantes herbacées.

GILETTE a vu pondre l'*Anabrus simplex* HALD., dans la terre. « Hill sides, hill tops, where the vegetation is scanty and where the bushes are small, seemed to be favorite places for egg-laying. A clay or adobe soil with many small cracks in the thin surface crust where the ovipositor could be easily inserted was especially used for egg-laying » (p. 323).

Il en est de même pour le *Peranabrus scabricollis* THOM., le « Coulee Cricket », que SNODGRASS (05) représente cramponné par les pattes antérieures et moyennes à une touffe de gazon, et l'ovipositeur entièrement enfoncé dans le sol.

La seule indication fournie par la bibliographie sur la tribu des *Pseudophyllides* est due à BRÈTHES (05); elle a rapport au *Dasyscelus normalis* BR., dont l'auteur a découvert la ponte dans un rameau du *Sida rhombifolia*. Les détails fort intéressants que contient ce travail trouveront mieux leur place au cours de l'exposition.

BÉRENGUIER (05) a décrit la ponte du *Saga serrata*, qui se fait dans le sol. Deux ans plus tard (07), il publiait ses observations sur celle de l'*Isophya pyrenaea* var. *nemausensis*, et l'année suivante (08), sur celle du *Locusta*

(1) « La Nature », 12 mai 1883

*viridissima*; le *Phanéroptéride*, comme le *Locustide*, pondent en terre. Il y aura lieu de revenir tout à l'heure sur la ponte de l'*Isophya pyrenæa*.

La ponte de l'*Ephippigera confusa* a été observée par de Peyerimhoff (08); l'Insecte confie ses œufs aux végétaux.

Torka (09), qui a pu suivre la ponte du *Barbitistes Ocskayi* Charp., a vu la bête déposer ses œufs en série sur la tige d'une Ericacée : le *Calluna vulgaris*, où elle les fixe au moyen d'une substance gluante.

Dans son manuel pour l'étude des Insectes, Comstock (13) rappelle que le *Microcentrum retinerve* (= *Orophus retinervis* Burm.) - lays its eggs in neat rows upon leaves and branches - (p. 113), et une figure représente un rameau portant des œufs alignés, en se recouvrant légèrement les uns les autres, sur le bois et sur le pourtour du limbe d'une feuille.

Riley avait remarqué les préférences du *Scudderia curvicauda* De Geer (= *S. furcata* Br.) pour le chêne, dans les feuilles duquel l'Insecte dépose ses œufs. Horton et Pemberton (15) signalent sa présence dans les bosquets d'orangers de la Californie et rappellent que - the egg is completely hidden from ordinary observation in the plant tissues - ; ils ajoutent : - In fact, most eggs are inserted into the edges of the older and rather tough leaves, between the upper and lower surfaces - (p. 5).

Les mœurs du *Microcentrum rhombifolium* Sauss. sont fort différentes. Les œufs de cette espèce - are glued in double rows along the sides of twigs from one-eighth to one-fourth inch in diameter. These selected twigs may be inside the leaf shelter of the tree or on the exterior - (p. 15).

### B. Données de l'observation.

Les résultats acquis se concentrent sur trois points : le milieu de ponte, la part de l'instinct dans le choix du milieu, les préparatifs de la ponte.

a) *Milieu de ponte.* – A part le *Locusta viridissima*, les mœurs des *Locustides* ne sont pas connues.

Il n'en est pas de même des *Phanéroptérides*. Aux indications de Krauss (73), de Riley (74), de Bertkau (77), de Graber (77), de Berlese (82), de Bérenguier (07), de Torka (09), d'Horton et de Pemberton (15), pour ne citer que les principaux, on peut ajouter quelques observations précises. Elles ont trait à l'*Orphania denticauda*, qui dépose ses œufs dans le sol comme l'*Isophya pyrenæa*, et à trois autres espèces dont la ponte est confiée aux végétaux : le *Tylopsis liliifolia*, qui pond entre la gaine des feuilles et la tige des graminées; le *Phaneroptera quadripunctata*, dont les œufs com-

primés sont déposés dans le limbe des feuilles d'un bon nombre de plantes, entre les deux épidermes (1), et enfin le *Leptophyes punctatissima*. On a vu que BERTKAU (77) et GRABER (77) avaient réuni sur cet Insecte quelques observations; il suffira de les compléter.

Deux mots résument les données bibliographiques concernant les *Méconémides* : le *Meconema varium* pond dans les galles et dans le creux des écorces. Que cet Insecte dépose quelquefois ses œufs dans les galles développées sur les feuilles du chêne par la piqûre des *Cynips*, le fait est incontestable, mais il n'a pas l'importance que semblent lui attribuer certains auteurs. Une centaine de larves ont été ramassées en Hollande sur des troncs de chênes au moment où elles venaient d'éclore; toutes sortaient d'œufs déposés contre l'écorce, entre les lobes du thalle des lichens. D'autres, en aussi grand nombre, ont été recueillies dans les mêmes conditions sur des ormes, des hêtres, des noisetiers.

Il est fort probable que le *Cyrtaspis scutata*, dont CUÉNOT (14) a signalé la présence sur le châtaignier, l'aulne, le chêne, l'érable, le noisetier, l'arbousier, le troène et le fusain du Japon, confie également ses œufs à ces végétaux; malheureusement la ponte de l'Insecte n'a pu être observée jusqu'ici.

La tribu des *Pseudophyllides* n'est pas représentée dans nos régions.

Les détails fournis par PERRIS (76) et WHEELER (90) sur la ponte des *Conocéphalides* peuvent être précisés et complétés par les observations faites sur deux autres représentants de la tribu : le *Conocephalus mandibularis* et le *Xiphidium dorsale*. Le premier pond dans la terre; le second, qui est très commun dans les prairies marécageuses de Hollande, pond dans les végétaux; les recherches faites dans les lieux qu'il habite, n'ont jusqu'ici donné aucun résultat permettant de préciser davantage (2).

(1) La ponte du *Phaneroptera quadripunctata* a été observée pour la première fois par M. Georges DE VICHET, de Montpellier.

(2) Le *Xiphidium dorsale* se tient d'ordinaire sur les Carex et les Joncs qui abondent dans les prairies sablonneuses et humides de certaines régions de la Hollande. Son régime est carnivore; il se nourrit d'Homoptères et de Diptères, et se montre très avide d'eau. Il prend parfois une pose mimétique qui rend sa recherche assez difficile et mérite en tout cas d'être signalée. Parfaitement homochrome avec les joncs dont il a d'ailleurs sensiblement le diamètre, l'Insecte grimpe le long de leur tige et s'y tient appliqué, le plus souvent la tête en bas, en se cramponnant par les tarses antérieurs et moyens. Les antennes et les pattes postérieures sont, au contraire, allongées dans le prolongement du corps, les premières appliquées contre la tige, les secondes, sur les faces latérales de l'ovipositeur. La teinte de ce dernier, qui est fortement chitinisé, rappelle à s'y méprendre l'extrémité brunie de certaines tiges de joncs, et cette particularité ajoute encore à la ressemblance, surtout quand l'Insecte occupe le sommet de la plante. De plus, comme bon nombre de ses commensaux, en particulier les Acridiens et les Homoptères, le Xiphidion se dissimule à merveille derrière la tige du jonc en accompagnant les mouvements de celui qui l'observe.

Les observations faites sur la ponte du *Saga serrata* confirment les données de Bérenguier (05) ; c'est à la terre que les *Sagides* confient leurs œufs.

Si la tribu des *Decticides* est une des premières qui ait attiré l'attention des naturalistes au point de vue de la reproduction, il ne semble pas que ces recherches se soient jamais étendues à un grand nombre de genres. A côté des *Decticides* dont les mœurs sont connues, tels que l'*Anabrus simplex* et le *Peranabrus scabricollis*, il en est d'autres qui pondent dans le sol, — c'est le cas du *Thamnotrizon femoratus* : — d'autres dont l'ovipositeur est adapté à la ponte dans le bois, de cette dernière classe sont la plupart des *Platycleis* et le *Thamnotrizon cinereus*.

On a vu la place importante faite aux *Ephippigérides* dans la bibliographie. Les uns confient leurs œufs à la terre *(Ephippigera vitium)* ; les autres aux végétaux *(E. rugosicollis, E. confusa)*. A la première de ces deux catégories, il faut ajouter l'*E. biterrensis* et le *Platystolus surcularius*.

La tribu des *Hétrodides* semble avoir passé jusqu'ici inaperçue et il est intéressant de savoir que le *Pycnogaster Graellsi* et le *P. Bolivari* pondent tous les deux dans la terre. Quant à l'*Eugaster Guyoni*, son éthologie est encore inconnue; mais la forme larvaire de l'ovipositeur doit faire écarter pour cette espèce toute idée de perforation soit du sol, soit des végétaux.

Les données sur les *Sténopelmatides* sont également fort rares; l'habitat des Insectes qui forment la tribu en donne l'explication. Élevé en captivité, le *Troglophilus neglectus* pond dans la mousse qui tapisse le fond de sa cage. La question de la ponte et du milieu où elle s'effectue, se pose à peine pour l'*Oryctopus Bolivari* ; son mode de vie endogée, son ovipositeur à peine ébauché, donnent tout lieu de croire que l'Insecte dépose simplement ses œufs sur le plancher des galeries qu'il habite.

On pourrait donc, en résumé, distinguer deux grandes classes de Locustiens, ceux qui pondent dans le sol et ceux qui confient leur progéniture aux végétaux.

Est-il possible d'établir une ligne de démarcation entre les tribus et de les classer dans l'une ou l'autre de ces deux catégories? Pour le moment, certainement non; des tribus entières sont encore inexplorées, et si l'on juge des groupes inconnus par ceux dont les mœurs ont déjà fourni plusieurs données, on peut prévoir que, loin de faire l'unité, les découvertes de l'entomologie ne feront qu'augmenter les divergences.

En effet, non seulement les genres qui composent la tribu, mais les

espèces d'un même genre n'ont pas les mêmes mœurs. Le *Thamnotrizon cinereus* pond dans les végétaux et le *Th. femoratus* pond dans la terre; même opposition entre l'*Ephippigera rugosicollis* et l'*E. vitium*, etc.

Peut-on du moins, comme l'a fait DE PEYERIMHOFF (08), en comparant l'*Ephippigera vitium* et l'*E. confusa*, chercher à établir un rapport entre la longueur de l'ovipositeur et le milieu dans lequel sont déposés les œufs? Cette idée, attrayante au premier abord, se heurte à une foule de faits acquis. S. PEREZ en a fait ressortir le côté faible en rapprochant des Locustiens, les Acridiens qui tous pondent dans le sol, et sont cependant dépourvus d'ovipositeur saillant. Au lieu de comparer famille à famille, on pourrait rapprocher des espèces et trouver des *Locustiens* munis d'organes de même longueur qui pondent les uns dans le sol, les autres dans les végétaux; tels sont, par exemple, l'*Isophya pyrenæa* et le *Meconema varium*.

Si, au lieu de la longueur absolue de l'ovipositeur, on considère sa forme droite ou recourbée et surtout son degré plus ou moins grand de compression latérale, on arrive à des conclusions plus précises, mais ici encore surgissent des faits qui s'opposent à la généralisation. Toutes proportions gardées, l'ovipositeur du *Conocephalus mandibularis* est aussi comprimé que celui du *Meconema varium* et l'on sait que de ces deux Insectes, le premier pond en terre, le second dans les végétaux; l'ovipositeur de l'*Isophya pyrenæa*, de l'*Orphania denticauda* est recourbé, et la ponte de ces deux *Phanéroptérides* s'effectue dans la terre.

b) *La part de l'instinct dans le choix du milieu. — Préparatifs de la ponte.* — En parcourant le paragraphe précédent, on a sans doute regretté de ne pas trouver, à côté du nom de chaque espèce, l'indication précise de la plante, ou encore du genre de terrain où elle dépose ses œufs. Des expériences assez nombreuses ont montré qu'il fallait abandonner, sur ce point, l'ancienne manière de voir, et ne plus considérer l'Insecte étudié ici, comme rigoureusement adapté à un milieu de ponte, à l'exclusion des autres. On essaiera donc de déterminer par l'observation si l'instinct joue un rôle dans le choix que fait l'animal et quelle est l'importance de ce rôle.

A cette question s'en rattache une autre, celle des préparatifs de la ponte; elles feront ensemble l'objet du présent paragraphe.

Bien que l'élevage crée pour l'animal des conditions de vie factices, auxquelles il pourrait à la rigueur s'adapter, il ne semble pas cependant que les circonstances puissent amener un Locustien habitué à pondre dans le bois, à déposer ses œufs dans le sol, faute de mieux. Le *Xiphidium*

*dorsale* confie ses œufs aux plantes; élevé dans un terrarium, il se laissera mourir intoxiqué plutôt que de débarrasser ses ovaires (1).

Mais cette observation générale une fois faite, il n'en reste pas moins vrai que l'instinct de la reproduction laisse à la majorité des *Locustiens* une grande latitude pour le choix du milieu.

α. Insectes confiant leurs œufs a la terre. — Décrivant la ponte des *Decticus*, Brullé (05) fait remarquer que la femelle choisit, pour l'effectuer, « une terre légère et facile à percer » (p. 121). Brehm et Kunckel d'Herculais (80), sans être aussi explicites, laissent entendre cependant qu'il s'agit bien d'un choix . « La femelle, disent-ils, cherche un terrain meuble, de préférence parmi les herbes ou des amas de brindilles pourries, pour y enfoncer sa tarière » (p. 441). L'idée d'un choix est également suggérée par la lecture de Gilette (04), décrivant la ponte de l'*Anabrus simplex* (l. c., p. 323).

A vrai dire les choses sont beaucoup moins compliquées. Il en est des *Decticides* comme des *Locusta*, des *Pycnogaster*, des *Platystolus* et de beaucoup d'autres Locustiens sans doute; ces Insectes recherchent, pour déposer leurs œufs, un endroit solitaire, et, comme c'est au pied des plantes sur lesquelles ils vivent que s'effectue leur ponte, il est tout naturel que les détritus végétaux y soient plus nombreux et la terre plus meuble qu'ailleurs. L'expérience de l'élevage prouve que la nature du sol leur importe assez peu. Le *Locusta viridissima*, le *Conocephalus mandibularis*, etc., pondent aussi bien dans le sable sec que dans le sable humide ou dans le terreau.

Il est un point cependant où l'instinct de l'animal semble intervenir d'une façon positive, c'est pour décider si le terrain qui le porte a ou non le degré de consistance voulu pour recevoir ses œufs. Il semble difficile de donner une autre explication des manœuvres qui précèdent immédiatement la ponte de certains Insectes et qui consistent à débarrasser le sol de tout ce qui l'encombre. Ce travail préliminaire se fait à l'aide de l'ovipositeur et n'est suivi d'aucune inspection des palpes, preuve que l'état d'humidité de

(1) Aucun fait ne permet de souscrire sans réserve à la remarque suggérée à Bertkau (75) par les observations de Krauss au sujet du *Barbitistes serricauda* et de l'*Isophya camptoxipha*, que cet auteur signale comme pondant dans la terre : « Die oben angefuhrte Beobachtung von Krauss erklart sich vielleicht so, dass die genannten Arten im Terrarium nur aus Mangel an geeigneten Material ihre Eier in der Erde versenkten (p. 242, en note). L'affirmation de Krauss, en contradiction avec celle de Leydig (71) basée sur une observation concrète, demanderait à être de nouveau contrôlée.

la terre intéresse assez peu l'Insecte. Au contraire, deux ou trois coups donnés dans le sol avec la pointe de l'ovipositeur en guise de pioche précèdent presque toujours l'enfoncement. Or, il ne faut pas oublier que de nombreux poils sensoriels sont enchassés dans la paroi extérieure de l'organe et spécialement à son extrémité; cela ne donne-t-il pas aux manœuvres préparatoires indiquées, la valeur d'une véritable exploration destinée à renseigner la pondeuse sur le degré de consistance du sol?

Cette idée n'a pas attiré l'attention des observateurs, mais elle jaillit comme naturellement des descriptions qu'ils donnent. Voici, par exemple, les observations faites par Bérenguier (05), sur le *Saga serrata* : « En captivité, nous dit l'auteur, vingt-quatre heures avant (la ponte), la femelle plus lourde dédaigne de chasser, se déplace lentement, descend sur le terreau qui forme le fond de sa cage, inspecte de ci de là, tâte avec ses antennes, puis reste immobile pour recommencer ses manœuvres peu après. Enfin la place est choisie, de longues aspirations soulèvent le flanc de l'animal, ses pattes antérieures et mitoyennes (sic), s'écartent en s'arcboutant solidement sur le sol, tandis que les pattes postérieures se projettent obliquement en arrière.

Tout à coup l'animal recourbe son abdomen et le cintre de telle façon que la pointe de l'oviscapte se trouve située juste en dessous de sa poitrine très soulevée pour inspecter une dernière fois le terrain par une suite de tâtonnements; alors par une série de mouvements alternatifs, il ratisse en quelque sorte le sol d'avant en arrière avec la pointe de son oviscapte.

Dès que la place est bien nivelée, l'oviscapte se plante verticalement en terre » (p. 149).

A l'appui de ces données il serait facile d'apporter bon nombre d'observations personnelles; elles ont trait au *Locusta viridissima*, au *Conocephalus mandibularis*, et à l'*Ephippigera biterrensis*; toutes tendent à montrer qu'un sol résistant ne rebute pas les pondeuses, tandis qu'elles refusent de pondre dans un milieu sans consistance. Cette interprétation sera d'ailleurs confirmée par des faits relevés chez les Insectes qui pondent dans les plantes.

3. Insectes pondant dans les végétaux. — La question du choix prend ici un intérêt spécial, car les préférences de l'Insecte peuvent porter sur une espèce végétale déterminée ou simplement sur le tissu de la plante.

1. *Choix de l'espèce végétale.* — Quelle est la part de l'instinct dans le choix de telle ou telle plante; autrement dit, y a-t-il adaptation de

l'Insecte à un ou plusieurs végétaux? Si l'on parcourt les travaux qui ont été faits, dans le but de trouver une réponse à cette question, on s'aperçoit que la plupart des auteurs indiquent pour chaque espèce un certain nombre de plantes. Boutan (88) en signale quatre pour l'*Ephippigera rugosicollis*; de Peyerimhoff (08) donne le même nombre pour l'*Ephippigera confusa*; Brèthes (05), enfin, trouve inutile de préciser par un chiffre les données concernant le *Dasyscelus normalis*.

En réalité, l'Insecte parait complétement indifférent à l'espèce végétale. Le *Xiphidium dorsale*, le *Leptophyes punctatissima*, le *Phaneroptera quadripunctata*, pondent dans la plante mise à leur disposition pourvu qu'elle leur offre un milieu approprié; il reste donc à déterminer la part de l'instinct dans le choix de ce milieu.

2. *Choix du tissu végétal.* — Il est hors de doute que l'instinct pousse les Locustiens à ne déposer leurs œufs que dans le tissu végétal offrant au développement de leur progéniture les garanties convenables.

La preuve la plus claire est fournie par le *Xiphidium dorsale*. Cet Insecte élevé dans une cage où poussent à la fois des graminées et des joncs, pond exclusivement dans les joncs et son choix est toujours précédé d'une exploration de la plante dont il déchire l'écorce à l'aide de ses mandibules. L'expérience peut être plus concluante encore. On sait que parmi les *Joncées*, il en est dont la tige possède une moelle continue, et d'autres dont la tige est creusée de grandes lacunes. Or, ces deux espèces de joncs ayant été par hasard réunies dans la même cage, il fut constaté au bout d'une quinzaine de jours que les tiges à moelle continue étaient littéralement bourrées d'œufs, tandis que les autres n'en contenaient aucun.

Afin d'écarter toute intervention du hasard, une cage fut exclusivement garnie de joncs à moelle discontinue et l'on attendit les résultats de l'expérience. Quelques jours après, il fut reconnu que la plupart des tiges avaient été déchirées à coup de mandibules sur la plus grande partie de leur longueur et qu'aucun œuf n'y avait été déposé. On était à la fin d'août; toutes les pondeuses moururent les unes après les autres, intoxiquées vraisemblablement par les produits de la décomposition de leurs œufs, car deux mois après la disparition de la dernière femelle, les mâles, dont la vie est ordinairement plus courte, étaient encore en parfaite santé.

Le *Xiphidium dorsale* fait donc un choix; mais ce choix n'est pas limité, comme on pourrait le croire, à quelques tissus. Rien n'est plus aisé que de faire pondre l'Insecte captif dans la moelle de sureau; or, il est clair

qu'à l'état libre, il rencontre rarement ce milieu de ponte. Bien plus, les marais qu'il habite sont couverts de joncs et ces plantes, néanmoins, ne sont pas visitées par les pondeuses, bien qu'elles y déposent très volontiers leurs œufs lorsqu'elles sont en cage.

Ce que l'on vient de dire du *Xiphidium dorsale* s'appliquerait également à un grand nombre d'autres *Locustiens;* la moelle de sureau est offerte indistinctement à toutes les espèces comme unique milieu de ponte dans les cages d'élevage, et toutes s'en accommodent fort bien.

On objectera peut-être contre la valeur de ces expériences qu'elles imposent une adaptation à l'Insecte, mais ne montrent pas dans quelle mesure il lui est possible de se plier à des conditions de vie nouvelles lorsqu'il pond en liberté.

Un fait servira de réponse à cette objection, il a trait au *Thamnotrizon cinereus* qui vit sur les talus exposés au soleil, au milieu des ronces et des plantes basses, ou encore à la lisière des bois. De nombreuses recherches avaient été faites pour découvrir la ponte de ce *Decticide;* elles étaient restées vaines.

Visitant à la fin d'octobre un talus boisé dont le taillis avait été coupé, suivant l'usage, au ras du sol, à la fin de l'hiver précédent, l'idée me vint d'explorer la section des rameaux. Dans presque tous ceux-ci, et ils appartenaient aux essences les plus variées (frêne, aulne, noisetier, sorbier, églantier, etc.) la moelle avait été perforée par des coups de sonde et contenait deux ou trois œufs. Évidemment ce milieu de ponte n'est pas assuré d'une façon ordinaire à l'Insecte et tout fait présumer qu'il l'avait utilisé, poussé par son instinct, comme le *Xiphidium dorsale*, le *Leptophyes punctatissima* ou le *Meconema varium*, utilisent la moelle du sureau déposée à dessein dans leur cage (1).

On a parlé plus haut du travail préliminaire des mandibules; il faut revenir sur ce point.

(1) Un fait que l'on trouve consigné dans « *Insect life* », 1891, p. 296, montre jusqu'où peut aller l'indifférence de l'Insecte dans le choix de milieu ou, si l'on veut, sa facilité d'adaptation. Un lecteur a fait parvenir, à la rédaction de la Revue, des œufs d'Insectes trouvés dans des circonstances exceptionnelles et demande des explications. Voici la réponse : « The eggs which, as indicated in the box you found glued upon your collar when taken from the laundry, are those of the big, angular-winged Katydid *(Microcentrum retinerve)*. This is an extraordinary position for these eggs, as they are ordinarely glued to the stems or twigs of different plants ». — Or, des faits du même genre ont été signalés par Riley (74) concernant le *Phaneroptera curvicauda* De Geer (= *Scudderia furcata* Br.), qu'il a vu pondre « on the edge of a leaf, or of a pianocover, or along a piece of cord » (p. 158)!

Le fait a été signalé par un bon nombre d'entomologistes. Riley (74) l'a décrit en détail en parlant du *Microcentrus retinervis* (1); Boutan (88), Piéron (09), S. Perez (10), l'ont observé chez l'*Ephippigera rugosicollis*; Hancock (04) chez l'*Orchelimum glaberrimum*; de Peyerimhoff (08) chez l'*Ephippigera confusa*; quelle est au juste sa signification? Des expériences faites il résulte que ce travail préliminaire a une double fin : il est à la fois explorateur et préparatoire.

Le travail des mandibules est un travail d'exploration. Il suffirait, pour le prouver, de rappeler l'exemple du *Xiphidium dorsale* déchirant sur presque toute sa longueur la tige creuse de certaines *Joncées*. L'*Ephippigera rugosicollis* en fournit un autre exemple : de jeunes pousses du sureau encore entourées de leur écorce avaient été mises à la disposition d'une pondeuse de cette espèce; quelques-unes commençant à se dessécher, il s'y produisit une rétraction de la moelle. Il était intéressant de voir l'Ephippigère explorer avec ses mandibules la jeune tige et, dès qu'elle avait constaté le vide au-dessous du manchon ligneux, abandonner son travail pour le reprendre ailleurs.

Si les mandibules ont pour office d'explorer la tige, elles ont en outre celui de préparer l'enfoncement de l'ovipositeur; les préliminaires de certaines pontes ne laissent aucun doute à ce sujet. Le cas le plus simple est celui du *Xiphidium dorsale*, qui serait incapable d'entamer avec l'extrémité de sa tarière la tige cylindrique et lisse des joncs, sans y avoir auparavant fait une entaille à l'aide de ses mandibules. La manœuvre de l'Insecte est d'ailleurs très significative; il donne quelques coups de tenailles dans l'écorce, monte d'un centimètre environ au-dessus de la blessure et plante aussitôt l'ovipositeur à l'endroit mordillé.

L'opération est un peu plus compliquée chez l'*Ephippigera rugosicollis* et l'*Ephippigera confusa*, qui tous deux, au dire des auteurs cités, découvrent méthodiquement la moelle des végétaux où ils pondent, sur une surface de deux ou trois millimètres; il en est de même pour l'*Orchelimum glaberrimum* étudié par Hancock (04).

(1) Dans une page empruntée à Miss Murtfeldt, dont il m'a été impossible de trouver le mémoire, Riley (74) décrit le travail préliminaire des mandibules d'un autre *Phanéroptéride* : le *Phaneroptera curvicauda* De Geer (= *Scudderia furcata* Br.), qui pond dans le limbe des feuilles. La feuille destinée à recevoir les œufs, dit Miss Murtfeldt, « is then grasped by the front feet and held in a vertical position, while the edge is slightly gnawed or pared off by the jaws to facilitate the entrance of the point of the ovipositor » (p. 165).

Nulle part, cependant, les préparatifs de la ponte n'atteignent le degré de perfection que Brèthes (05) a signalé chez le *Dasyscelus normalis*. L'auteur ne parle pas du travail préliminaire des mandibules; mais que ce travail existe ou non, celui de l'ovipositeur peut être considéré à bon droit comme à la fois explorateur et préparatoire. Après avoir décrit l'enfoncement de l'ovipositeur dans la tige, l'auteur ajoute : « Cuando esta primera incisión está dada, la lanceta sale casi por completo y sigue cortando hacia atrás hasa alcanzar a veces una grieta de un par de centímetros de largo y algunas otras todavía mayor. En seguida la lanceta vuelve al principio de la incisión y uno trás otro va depositando los huevos,... » (p. 70-71).

La force extraordinaire de l'ovipositeur des *Pseudophillides*, la présence, sur la crête dorsale des lames, de dents de scie orientées de manière à entamer les tissus à chaque mouvement de rétraction de l'organe, rendent le fait parfaitement vraisemblable; il s'écarte toutefois à tel point de la règle ordinaire, que l'obligation s'impose d'en laisser à l'auteur toute la responsabilité.

Il ne faudrait pas conclure de ce qui précède à l'existence nécessaire, constante, d'un travail préliminaire des mandibules. Le *Thamnotrizon cinereus* se contente d'une simple inspection des palpes pour se déterminer à planter son ovipositeur dans la moelle de sureau, tout comme le ferait un *Locustien* quelconque avant d'enfoncer sa tarière dans le sol; mais il est intéressant de retrouver chez cet Insecte, auquel il doit arriver plus d'une fois, sans doute, de pondre dans les souches pourries des sous-bois, la préoccupation signalée chez ceux qui pondent dans la terre, de ne déposer ses œufs qu'en milieu compact.

Voici un fait. Il s'agissait pour la bête de loger ses œufs dans l'épaisseur d'une minuscule palissade faite de bûchettes de moelle de sureau dressées les unes contre les autres. Cette disposition avait été prise dans l'espoir d'obliger l'Insecte à pondre dans le vide afin de pouvoir suivre les dernières phases de la ponte. Ces tentatives n'eurent aucun succès et voici pourquoi. Aussi longtemps que l'enfoncement de l'ovipositeur se faisait en pleine moelle, le jeu des valvules était normal; mais il s'arrêtait brusquement dès que les pointes des lames arrivaient dans le vide. Presque aussitôt, l'animal retirait sa tarière et la replantait ailleurs avec une activité fébrile qu'on eût dit mêlée de dépit. Or, la même scène se reproduisait toutes les fois que l'ovipositeur s'engageait dans l'interstice de deux bûchettes; visiblement il fallait à la pondeuse un milieu solide, compact, et elle entendait bien ne déposer ses œufs qu'en lieu sûr.

## § II. Enfoncement de l'ovipositeur.

### A. Revue bibliographique.

Les premières indications sur l'enfoncement de l'ovipositeur remontent à Lacaze-Duthiers (52). Voici comment l'auteur répond à la question qu'il s'est posée : Quelle est la pièce de l'ovipositeur qui pénètre la première dans le sol? « Dans le cas où l'oviscapte est recourbé, dit-il, il est évident que les tergo-rhabdites sont les premiers à pénétrer; dans les autres cas il doit en être de même, car ainsi que le représentent les auteurs, les Locustiens abaissent leur oviscapte, le rendent perpendiculaire à la direction de leur corps, pour l'introduire en terre. Dans ce mouvement les tergo-rhabdites sont repoussés par le reste de l'armure et dépassent son extrémité; on n'a qu'à abaisser fortement l'oviscapte pour apercevoir ce mouvement des tergo-rhabdites. Du reste, l'anatomie de ces pièces fait reconnaître que les tergo-rhabdites jouissent de plus de mobilité; il est donc probable qu'ils pénètrent les premiers, mais leur action est très limitée. Le sternite est trop grêle, trop faible pour avoir une action efficace. Les épisternites sont si fortement unis à la base du gorgeret, ou sternite, que leurs mouvements sont à peine sensibles. Quand on examine l'oviscapte d'une Locusta vivante, on voit ses éléments se mouvoir avec rapidité dans des directions différentes; les assemblages en coulisse qui les unissent, permettent un glissement facile. Mais c'est tout au plus si l'extrémité des tergo-rhabdites dépasse celle des épisternites; aussi est-on porté à croire que cet instrument s'insinue plutôt qu'il ne perfore en faisant un véritable trou » (p. 239).

Ces données, comme on le voit, ne sont pas fournies par l'observation, mais suggérées par la connaissance que possédait l'auteur de l'anatomie de l'ovipositeur; on y trouvera donc une part de vérité, mais entachée d'inexactitudes.

Fischer (53) n'a qu'une phrase, assez vague d'ailleurs, sur le mécanisme de l'enfoncement : l'ovipositeur « se meut par intervalles en avant et en arrière à l'instar d'une scie ou d'une lime » (p. 196); elle est textuellement reproduite par Girard (76, p. 167).

Rien ne fait mieux ressortir l'insuffisance de ces explications que la description qui suit, empruntée par Riley (74) à Miss Murtfeldt et relative au *Phaneroptera curricauda* (= *Scudderia furcata* Br.). « The female stations herself firmly, by the middle and hind legs on twigs or leaves contiguous to the one selected to receive the egg. This leaf is then grasped by

the front feet and held in a vertical position, while the edge is sligthly gnawed or pared off by the jaws to facilitate the entrance of the point of the ovipositor. When this is done, the abdomen is curved under and brought forward, and the ovipositor is seized on its convexe edge by the mandibles and maxillae, which with the aide of the palpi, guide the point to that portion of the leaf prepared to receive it. After gentle, but repeated efforts, the point of the instrument is finally inserted between the tissues of the leaf, and gradually pushed in to more than half its length. As soon as the cavity is formed, the egg is extruded, and passed slowly between the semi-transparent blades of the ovipositor » (p. 165).

Le problème de l'enfoncement de l'ovipositeur n'est pas résolu, mais il est posé, à l'insu de l'auteur, avec toutes ses difficultés : Comment un organe de cette dimension et composé de six pièces chitinisées peut-il s'enfoncer dans l'épaisseur du limbe d'une feuille?

Berlese (82), qui a précisément étudié le mode d'action de l'ovipositeur des *Phanéroptérides*, le compare à celui d'une scie : « agisce quest' organo como una vera saga » (p. 291). C'est l'idée de Fischer que l'on retrouve énoncée, à peu près toujours sous la même forme, chez les auteurs plus récents dont la curiosité a été éveillée par ce point de physiologie.

Wheeler ($90_a$) dit de la femelle du *Xiphidium ensiferum* Scudd. que « slowly and sedately she thrust her sword-shaped ovipositor down between the leaves » (p. 223).

Fabre (96) a observé le *Decticus albifrons* Fabr., et parait avoir assisté à l'enfoncement de l'ovipositeur. « Bien campée sur ses six pattes, elle (la femelle) infléchit le ventre en demi-cercle et, verticalement, elle implante le sabre dans le sol qui composé de terre tamisée, ne présente pas sérieuse résistance. L'oviscapte descend donc sans hésitation et s'enfonce jusqu'à la base, ce qui correspond à la profondeur d'une paire de centimètres. Pendant près d'un quart d'heure, immobilité. C'est le moment du dépôt des œufs » (p. 237).

Voici d'après Snodgrass (05) cette phase de la ponte chez le *Peranabrus scabricollis* Thom. : « While ovipositing the female most commonly assumes an upright position, standing upon her hind legs besides a small bunch of grass and grasping the blades with the other legs for support (fig. 3), the ovipositor is carefully forced down into the ground to its base » (p. 80).

Brèthes (05) ne décrit pas spécialement l'enfoncement de l'ovipositeur, mais dit que, l'organe une fois entré dans la tige, le *Dasyscelus nor-*

*malis* - efectua un vaivén de izquierda a derecha con lo que obtiene que la madera se abra lo necesario - (p. 70). Cet élargissement du trou de sonde semble nécessaire, en effet, pour permettre à l'ovipositeur de pratiquer l'incision longitudinale dont il a été question plus haut.

Bérenguier (05) signale chez le *Saga serrata* - des mouvements lents de haut en bas et de droite à gauche - destinés à faciliter l'enfoncement de l'ovipositeur dans le sol; on ne voit pas s'il s'agit des mouvements de l'abdomen ou de ceux de la tarière (p. 150).

L'auteur (07) est plus explicite quand il décrit la ponte de l'*Isophya pyrenæa;* ici l'enfoncement dans le sol - a lieu par un mouvement de croisement vertical alternatif et assez étendu des lames de l'oviscapte, dont les dentelures de l'extrémité creusent peu à peu un passage - (p. 9).

L'occasion se présentera de revenir sur la ponte de ce *Phanéroptéride;* pour le moment il importe seulement de signaler l'apparition d'un nouveau facteur dans le mécanisme de l'enfoncement, à savoir : - le croisement alternatif - des lames de l'ovipositeur; Lacaze-Duthiers n'avait fait que l'entrevoir; Bérenguier a pu l'observer.

S'il faut en croire de Peyerimhoff (08), le mécanisme de l'enfoncement est moins compliqué chez l'*Ephippigera confusa.* - Le trou de ponte ainsi préparé, dit l'auteur, l'animal avance de quelques millimètres, recourbe l'abdomen, infléchit l'oviscapte de manière à en diriger l'extrémité perpendiculairement au plan de position, et après quelques tâtonnements, le plonge pendant une minute environ et sans aucun mouvement de va-et-vient, dans l'intérieur de la tige - (p. 509). De Peyerimhoff a soin de faire remarquer, pour expliquer ce mode d'enfoncement vraiment spécial, que les hampes d'Asphodèles où pond l'Insecte sont constituées par - un tissu très pénétrable -, que l'ovipositeur s'y enfonce par suite - sans difficulté -. Le soin qu'apporte l'auteur à prévenir les objections, garantit, semble-t-il, la fidélité de ses observations.

Une seconde fois l'occasion s'offre à Bérenguier (08) de constater l'existence des mouvements alternatifs de l'ovipositeur, c'est en observant le *Locusta viridissima*, qui - se boucle en ramenant son oviscapte au-dessous de l'abdomen pour le planter verticalement dans le sol par des mouvements alternatifs de haut en bas - (l. c., p. 10).

Torka (09) décrit en détail l'attitude curieuse prise par la femelle du *Barbitistes Ocskayi* Charp. pour l'enfoncement de l'ovipositeur, attitude qui avait déjà frappé Krauss à propos du *Leptophyes albovittata*, du

*Barbitistes serricauda* et de l'*Isophya camptoxipha*. - Dabei, dit TORKA, krummten sie den Hinterleib und auch den Kopf nach unten. Die Legeröhre setzen sie senkrecht auf und die Fresswerkzeuge berührten die untere Kante des letzten Hinterleibsringes. In dieser Stellung beschriebt dieses Tierchen mit seiner Rückenlinie einen Kreis von der Seite gesehen. Durch stossende Bewegungen trieb es die Legeröhre in das Heidekrautbundel, wobei ihm die gesägte Spitze zu statten kam. Es sägte sich gleichsam hinein. Als die Legeröhre dann ziemlich tief eingedrungen war, legte dieses Weibchen in kurzen Längsreihen die Eier ab und verklebte sie mit einem Schleim " (p. 219).

D'accord avec de PEYERIMHOFF, S. PEREZ (10) affirme que l'ovipositeur de l'*Ephippigera rugosicollis* est introduit - par pression - dans le tissu médullaire de la plante (p. 54).

Après avoir rappelé que la ponte du *Scudderia furcata* a déjà été décrite par RILEY, HORTON et PEMBERTON (15) jugent à propos de compléter ainsi les données de leur prédécesseur : - For a period of about 10 seconds the female generally cleanses or possibly lubricates, the convexe edge and tip of the ovipositor with her mouth before the deposition of each egg. The ovipositor is always held firmly between the mandibles from the moment its tip touches the edge of the leaf until the blade is finally withdrawn from the latter. As the ovipositor is forced between the leaf surfaces, the two pairs of blades comprising, it move slowly back and forth, alternately, over each other with a distinct though slight motion - (p. 12).

Bref, la bibliographie fournit peu de détails sur le mécanisme de l'enfoncement de l'ovipositeur des Locustiens et, n'étaient les rares et incomplètes indications relevées chez BÉRENGUIER, HORTON et PEMBERTON, on pourrait dire que la question reste entière.

Il y aura donc intérêt à la reprendre. On essaiera, dans les lignes qui suivent, de préciser les faits au moyen de l'observation directe, puis d'en chercher l'explication dans l'anatomie de l'organe de ponte.

### B. Données de l'observation.

a) *Étude du mécanisme sur le vivant.* — α. INSECTES DÉPOSANT LEURS ŒUFS DANS LE SOL. — 1. On peut prendre comme type le *Locusta viridissima* déjà étudié par BÉRENGUIER. L'Insecte a fini d'explorer le fond de sa cage ainsi qu'il a été dit; le voici qui se décide à pondre. Il ramène l'ovipositeur au-dessous de l'abdomen et le plante verticalement dans la terre. Il s'agit de noter les moindres mouvements de l'organe. Le premier coup

de pioche n'a pas été décisif, car la pondeuse en donne un second tout à côté du premier, puis un troisième; cette fois l'ovipositeur s'est enfoncé d'un quart de sa longueur environ, aidé par quelques contorsions de l'extrémité de l'abdomen (1). A peine l'organe est-il immobile que l'on voit l'une des valvules inférieures ou ventrales se déplacer en glissant sur la valvule dorsale du même côté et pénétrer d'un mouvement brusque dans l'épaisseur du sol; puis c'est au tour de la valvule dorsale elle-même, mais son mouvement est plus lent et d'une amplitude moindre. De nouveau la valvule inférieure se déplace; son déplacement est aussitôt suivi d'un mouvement analogue de la valvule dorsale et le cycle recommence, identique sur les deux faces latérales de l'ovipositeur, tandis que celui-ci disparaît à vue d'œil. Avant qu'il soit complètement enfoui, il s'agit de voir si les deux valvules inférieures ou les deux valvules supérieures ont des mouvements synchrones. Il n'en est rien; en dégageant au moyen d'une aiguille la base de l'ovipositeur de la terre qui l'entoure, on s'aperçoit que les valvules inférieures s'enfoncent alternativement dans le sol; il en est de même pour les valvules dorsales. Dès lors il ne reste plus qu'un point à éclaircir, c'est l'ordre dans lequel se fait l'enfoncement des diverses pièces; le voici : Valvule inférieure droite, valvule supérieure droite, valvule inférieure gauche, valvule supérieure gauche. Les lamelles perforatrices sont donc les valvules ventrales; elles donnent, en définitive, le coup de sonde et laissent aux valvules dorsales le soin d'occuper le terrain gagné.

Jusqu'ici il n'a point été question des valvules internes; quelle part prennent-elles à l'enfoncement de l'ovipositeur? On ne peut rien dire de positif à ce sujet, l'observation directe étant impossible. Il est probable que les pièces internes n'ont aucun rôle actif durant cette phase de la ponte; en voici les raisons : D'abord ces lamelles sont sensiblement plus courtes que les autres chez le *Locusta viridissima*; en second lieu l'anatomie les rend plus ou moins solidaires des valvules dorsales et, comme ces dernières sont animées de mouvements alternatifs, tout déplacement propre des valvules internes ne pourrait être qu'un obstacle à leur action.

2. Une seconde observation, prise en dehors de la tribu des *Locustides*, permettra de contrôler la première; elle est fournie par le *Pycnogaster Graellsi*, un *Hétrodide*. Le moment de la ponte arrivé, on voit l'Insecte se

(1) Il est difficile de dire si l'air ingéré par l'Insecte ou simplement contenu dans l'appareil trachéen, joue ou non un rôle durant cette première phase de la ponte; en réalité rien ne s'oppose à l'efficacité de son intervention, mais cette intervention passe certainement au second plan dès que commence le mouvement de va-et-vient des valvules.

cambrer sur ses pattes et amener l'ovipositeur, non plus seulement sous l'abdomen, mais jusque sous le menton; il l'abaisse ensuite vers la terre.

A peine a-t-il touché le sol, que la bête avance légèrement, pour lui faire prendre une direction verticale. Si la disposition du sol ne le permet pas, elle l'enfonce obliquement, mais toujours en avançant et non en reculant.

Ici, plus de coups de pioche; la pondeuse appuie sur l'ovipositeur en imprimant au bout de l'abdomen de petits mouvements de torsion, tantôt à droite, tantôt à gauche. Quand ils ont pris fin, ceux des valvules commencent. La mise en jeu de ces dernières est d'une lenteur exceptionnelle et l'on peut voir les pièces ventrales aller et venir à tour de rôle, suivies régulièrement dans leur protraction par les valvules dorsales, que chaque mouvement en avant des ventrales ramène en arrière d'une quantité inappréciable. Le rythme de l'enfoncement est le suivant : ventrale droite, dorsale droite, ventrale gauche et, selon toute hypothèse, dorsale gauche; le même par conséquent que celui qui a été décrit chez le *Locusta viridissima*.

3. Pour compléter ces données, il reste à dire un mot d'un mode de ponte tout à fait spécial qui semble avoir été signalé pour la première fois par Krauss (73), étudié depuis par Riley (74), Bérenguier (07) Torka (09), et, tout récemment, par Horton et Pemberton (15). Il a trait aux *Phanéroptérides* et trouve naturellement sa place à côté des observations faites sur le *Pycnogaster Graellsi*, dont la bizarre attitude est, non seulement copiée, mais encore exagérée par les représentants de cette tribu.

Pour ne parler ici que des *Phanéroptérides* qui déposent leurs œufs dans la terre, voici comment Bérenguier décrit la première phase de la ponte chez l'*Isophya pyrenæa* : « Dès que l'emplacement de la ponte est choisi, le corps de l'insecte se courbe en une véritable boucle fermée, de telle façon que la base de l'oviscapte est saisie entre les mandibules qui le maintiennent et aident à son enfoncement dans le sol » (p. 9). A l'appui de sa description, l'auteur donne une jolie photographie où l'Insecte est représenté enroulé sur lui-même, le vertex à quelques millimètres du sol.

Cette curieuse disposition n'est pas le fait des *Isophya* seulement; on la retrouve chez l'*Orphania denticauda*, un autre Phanéroptéride, dont la ponte s'effectue également dans la terre et a tous les caractères de celle de l'*Isophya pyrenæa*. Il serait avantageux de pouvoir donner quelques détails sur le jeu des différentes pièces de l'ovipositeur des *Orphania*; malheureusement le nombre forcément restreint des observations faites sur la ponte

de cet Insecte ne permet pas de sortir des généralités. Il est fort probable, toutefois, que le mouvement des pièces obéit au rythme déterminé plus haut; l'examen des *Phanéroptérides* qui pondent dans les végétaux apportera un argument sérieux à l'appui de cette hypothèse.

Peut-on tirer des faits exposés jusqu'ici une loi générale et dire que chez tous les Locustiens déposant leurs œufs dans la terre, l'enfoncement de l'ovipositeur se fait par la protraction successive des quatre valvules? Les observations complémentaires faites sur d'autres espèces *(Conocephalus mandibularis, Decticus verrucivorus, Ephippigera vitium, Platystolus surcularius)*, inclineraient à le croire; mais cette loi, cependant, ne peut s'appliquer qu'aux espèces dont l'organe de ponte a la constitution normale.

On sait que plusieurs tribus présentent, au point de vue anatomique, des particularités qui nécessiteraient pour chacune d'elles des observations spéciales; de ce nombre sont, par exemple, les *Gryllacrides* et les *Sténopelmatides*.

Si le *Gryllacris Artinii* pond dans la terre, il est intéressant de se demander, en voyant la structure si spéciale de sa tarière, FIG. **52**, quel rôle peut bien jouer dans le mécanisme de l'enfoncement, l'ensemble des pièces recouvertes par les valvules dorsales?

Une difficulté semblable est soulevée par le cas des *Sténopelmatides*. La ponte du *Troglophilus neglectus*, dont les FIG. **58** et **59** rappellent la forme et la constitution de l'ovipositeur, se fait dans le sol; mais la largeur des lamelles supérieures rend ici encore toute observation impossible.

β. INSECTES CONFIANT LEURS ŒUFS AUX VÉGÉTAUX. — Comme tout à l'heure, on citera trois exemples; ils seront fournis par des Insectes appartenant à des tribus différentes.

1. Soit le *Xiphidium dorsale*, un *Conocéphalide*. Logé dans une cage dont le fond est garni d'un plant de joncs, il passe toute la journée fixé à la toile métallique, saisissant au passage les mouches et les petits Hémiptères lorsque la faim se fait sentir. De temps à autre, on le voit se renverser brusquement en arrière, s'élancer dans le vide et, avec une précision étonnante, venir retomber, la tête en bas, sur l'une des tiges préparées pour la ponte. Mais voici qu'une pondeuse gagne à pas lents le fond de la cage. L'exploration commence. L'Insecte fait le tour d'un jonc, monte le long de la tige, redescend pour remonter encore. Enfin il s'arrête, se nettoie les tarses, donne quelques coups de mandibules dans l'écorce, puis montant

d'un centimètre au-dessus de l'entaille, recourbe l'abdomen et plante son ovipositeur à l'endroit préparé.

L'organe en ce moment fait un angle aigu avec l'axe du corps. Pour le faire pénétrer dans la moelle de la tige, la bête lui imprime un mouvement de torsion analogue à celui que l'on imprimerait à un sabre dont on tiendrait la poignée et dont on voudrait faire pénétrer la lame dans une planche.

Le résultat de ces torsions alternatives est sensible; l'ovipositeur s'enfonce légèrement et, à mesure qu'il pénètre dans la moelle, il modifie sa direction première. Il se redresse peu à peu en pivotant autour de sa pointe, et l'angle qu'il formait avec le corps, d'aigu devient obtus.

Jusqu'à présent les pièces ont agi en commun et leur progression est l'effet de la pression et de la torsion combinées. Le rôle des pattes et des pattes sauteuses en particulier, ne peut être mis en doute; c'est pour assurer leur adhérence parfaite que l'Insecte les a préalablement nettoyées et si par malheur un accident quelconque l'avait privé du concours de l'une d'entre elles, on aurait vu le membre blessé s'agiter sans discontinuer pendant toute la durée de l'opération.

Fig. III *Xiphidium dorsale* ♀. L'Insecte a introduit l'ovipositeur dans une tige de jonc et se dispose à pondre. (D'après une photographie.)

Mais tout mouvement du corps vient de cesser. Un examen attentif de l'ovipositeur permet de suivre la protraction rythmée de ses quatre valvules externes; le cycle est le même que chez les *Locusta* et les *Pycnogaster*. A chacun des vigoureux coups de sonde donnés par les valvules ventrales correspond une protraction plus lente et visiblement plus pénible des valvules dorsales.

L'ovipositeur cependant s'est enfoncé dans l'épaisseur de la tige, il y est engagé aux deux tiers quand va commencer la ponte.

Tel est l'état de choses rendu par la Fig. III, reproduction aussi fidèle que possible d'une photographie.

L'Insecte s'y montre dans l'attitude qu'il conservera pendant toute la durée de la ponte; les antennes sont dressées et immobiles, les tarses étroitement appliqués contre l'écorce. Autour du trou de ponte, une collerette

s'est formée; elle est l'œuvre des mandibules beaucoup plus que celle des valvules. Celles-ci, en effet, n'ont rien déchiré; elles se sont insinuées à travers les fentes pratiquées dans l'écorce.

Le rôle des valvules internes cette fois encore est difficile à définir; il n'est pas inutile de faire remarquer, cependant, que ces pièces ont chez le *Xiphidium dorsale* sensiblement la longueur des autres lamelles.

2. Le *Thamnotrizon cinereus* est déjà connu; on l'a vu pondre dans la moelle de sureau. En dépit de ses habitudes sauvages et de l'effarement que lui cause la moindre brusquerie de l'observateur, il est précieux pour l'étude du mécanisme de l'enfoncement, car il est infatigable et peut répéter indéfiniment la manœuvre dans les attitudes les plus variées.

Des observations maintes fois renouvelées ont prouvé que le mouvement des lamelles suivait, chez le *Thamnotrizon cinereus*, un ordre rythmé identique à celui qui a été décrit chez le *Xiphidium dorsale* : ventrale droite, dorsale droite, ventrale gauche, dorsale gauche. Deux points seulement sont à signaler. Le premier a déjà fait l'objet d'une remarque lors de l'étude du *Pycnogaster Graellsi*; c'est le suivant : une légère rétraction de la valvule dorsale accompagne toujours le mouvement de protraction de la valvule ventrale. Quant à la seconde particularité, elle suit immédiatement l'enfoncement de l'ovipositeur et consiste dans un retrait sensible de l'organe tout entier. Ce retrait, évalué à un ou deux millimètres au plus, peut avoir pour fin de faciliter le glissement de l'œuf au moment de la ponte ou simplement de lui préparer une place; il est certain que l'Insecte fait un trou plus profond que cela ne semble nécessaire.

Une remarque analogue avait été faite par Horton et Pemberton au sujet du *Scudderia furcata*. « At the beginning of oviposition, disent les auteurs, the ovipositor is worked into the leaf for almost its entire length, thus forming a pocket to contain the egg. Without pause the organ is then withdrawn to half its length.... » (l. c., p. 12).

Bien que le *Meconema varium* n'ait la plupart du temps aucun tissu à perforer pour effectuer sa ponte, l'enfoncement de l'ovipositeur, quand il est requis, se fait chez lui selon les règles énoncées. Il est aisé de s'en assurer en obligeant l'Insecte à déposer ses œufs dans la moelle du sureau.

3. Un dernier exemple sera comme précédemment emprunté à la tribu des *Phanéroptérides*. Pour ne point parler du *Phaneroptera quadripunctata* (1) chez lequel le mécanisme de l'enfoncement atteint son maximum

(1) C'est à M. Georges de Vichet que revient de droit le soin de décrire la ponte de cet Insecte, dont les mœurs rappellent à s'y méprendre celles du *Scudderia furcata* étudié par Riley (74); je dois à son obligeance le plaisir d'avoir pu l'observer moi-même.

de précision, voici comment s'opère cette phase préliminaire de la ponte chez le *Leptophyes punctatissima*.

Dans une cage garnie d'orties ont été dressées ou simplement déposées sur le sol de jeunes tiges de sureau, les unes revêtues, les autres dépouillées de leur écorce. A la tombée du jour, que l'on peut d'ailleurs avancer à son gré par la simple fermeture d'un rideau ou d'un volet, une pondeuse se laisse glisser le long des feuilles de l'ortie et doucement, d'un pas solennel et saccadé que l'on dirait automatique, commence l'inspection des bûchettes.

Fig. IV. *Leptophyes punctatissima* ♀. L'Insecte introduit l'ovipositeur dans la moelle d'une jeune pousse de sureau.

Le choix est vite fait et l'exploration des mandibules très superficielle. Bientôt l'Insecte se cambre sur ses pattes, recourbe l'abdomen et finit par se boucler complétement en amenant l'ovipositeur au contact de ses pièces buccales. Au moment de piquer celui-ci dans la moelle, la bête le saisit vers le milieu au moyen de ses mandibules et semble le maintenir appliqué contre la tige. Presque aussitôt la mise en jeu des valvules commence. Les lamelles ventrales, les véritables perforatrices, glissent à tour de rôle entre les mandibules et sont suivies dans leurs mouvements par les valvules dorsales; le rythme est décidément toujours le même.

Au moment où l'enfoncement de l'ovipositeur s'achève, la pondeuse a à peu près la position bizarre que représente la FIG. IV. Ne pouvant plus serrer entre ses mandibules les lamelles de l'organe, elle se contente désormais d'en palper la base.

Il était nécessaire d'insister sur la ponte du *Leptophyes punctatissima* pour souligner la conformité de l'attitude prise par cet Insecte avec celle qui a été signalée chez l'*Isophya pyrenæa* et l'*Orphania denticauda*.

Quelle explication donner d'une manœuvre aussi nouvelle, spéciale, dirait-on, à toute une tribu et commune aussi bien aux espèces qui pondent en terre qu'à celles dont les œufs sont déposés dans les végétaux? La

première pensée qui vient à l'esprit est que l'Insecte supplée par ce moyen à l'insuffisance de la pièce basilaire impaire qui, chez les autres Locustiens, maintient appliquées l'une contre l'autre les deux lames de l'ovipositeur, même à une assez grande distance de leur région basale. A l'appui de cette hypothèse, il faut citer les particularités de certaines pontes, de celle du *Phaneroptera quadripunctata* par exemple, que le moindre écart entre les lames rendrait absolument impossible.

A cette première explication on peut en joindre une autre dont la valeur, toutefois, est bien faible si l'on essaie de l'étendre aux espèces qui déposent leurs œufs dans le sol. Il est certain qu'étant donnés la forme arquée de l'ovipositeur, son degré de compression latérale, la réduction de la fourche, toute résistance un peu forte éprouvée par la pointe dans les manœuvres de l'enfoncement tend à faire bailler les lamelles ventrales; on conçoit donc que les maintenir unies est augmenter d'autant la rigidité de l'organe tout entier.

La forme de l'œuf dans la tribu des *Phanéroptérides* suggère une dernière hypothèse à laquelle on ne saurait accorder une trop grande importance. On sait que l'œuf des représentants de cette tribu, spécialement celui des espèces qui pondent sur les végétaux, est très comprimé. Outre que le concours des mandibules, dans ce mode de ponte tout particulier, peut avoir pour effet de maintenir l'œuf entre les lames hors desquelles il lui arrive parfois de faire saillie, il se pourrait que cette pression fut nécessaire pour en assurer la progression. On verra plus loin sur quels fondements repose cette idée; il suffit pour le moment d'avoir attiré sur elle l'attention.

Quelle que soit l'explication donnée, il sera cependant difficile d'en trouver une qui convienne à tous les cas; la forme de l'ovipositeur pas plus que celle de l'œuf n'ont un caractère unique dans la tribu. La seule particularité qui soit commune à tous les *Phanéroptérides*, est l'attitude prise par la femelle durant la ponte; or celle-ci s'effectue tantôt dans la terre, tantôt sur les plantes, tantôt, enfin, à l'intérieur des plantes (1).

(1) Le rapprochement de ces faits, une telle diversité jointe à une pareille unité, font naître naturellement l'idée de chercher à établir un lien entre ces divers modes de ponte, à les sérier en commençant par le plus simple pour arriver au plus compliqué.

La ponte la plus simple s'effectuerait dans la terre; c'est le cas des *Isophya camptoxipha* et *pyrenaea*, de l'*Orphania denticauda*. Elle atteindrait un degré de perfection plus élevé chez les Locustiens qui déposent leurs œufs sur la tige ou sur les feuilles des plantes herbacées ou des arbustes (*Microcentrum retinerve* et *M. rhombifolium*, *Barbitistes Ocskavi*). Elle toucherait au plus haut degré du perfectionnement chez les Insectes qui pondent dans les végétaux et, tout spécialement, chez ceux qui réussissent à loger leurs œufs dans l'épaisseur des feuilles (*Phaneroptera quadripunctata*, *Scudderia furcata*).

b) *Explication du mécanisme de l'enfoncement.* — On a vu, dans la première partie de ce travail, que l'armature génitale était composée de pièces chitineuses mises en mouvement par des muscles. Le moment est venu d'utiliser ces données anatomiques et de chercher à discerner, parmi les apophyses et les faisceaux musculaires, ceux dont l'action détermine le double jeu que l'on vient d'observer, c'est-à-dire : 1) le glissement des valvules ventrales sur les valvules dorsales; 2) celui des lamelles d'un même côté sur les lamelles du côté opposé.

α. Glissement des valvules inférieures sur les valvules supérieures. — La fig. V représente le contour des pièces chitineuses formant le côté droit de l'armature génitale interne; elle n'est qu'une reproduction agrandie d'une partie de la fig. 18, supposée connue.

Les pièces dépendant de la valvule supérieure, *vs*, ont été légèrement ombrées, celles qui ressortissent à la valvule inférieure, ont leur contour indiqué par un trait pointillé. Une ligne renforcée surajoutée au dessin précise les rapports des valvules avec les pièces de l'armature interne; les points d'articulation sont indiqués par un double trait. Il est fait abstraction de la valvule interne, *vin*, et de l'apophyse médiane, *am*, supposée transparente.

---

Cette sériation n'est pas sans intérêt; mais elle n'a de valeur réelle que si l'on réussit à établir une différence dans la structure des appareils de ponte. L'ovipositeur du *Phaneroptera quadripunctata* est-il plus perfectionné que celui de l'*Isophya pyrenæa?*

S'il faut en croire Riley (74), la question se posait dès 1863 bien que sous une forme légèrement différente. A cette date (17 février 1863), Walsh écrivait dans le « *Prairie Farmer* » : « Why, while many other families of insects, which deposit their eggs on the surface of twigs, have no ovipositor, the common Katydid and several allied species should have one, is difficult to explain on the common theory of the independant creation of species. On Mr Darwin's theory the reason becomes at once apparent. Unless we choose to adopt that theory, all we can say is that *Natura non agit per saltum* — Natura does not proceed by sudden leaps — which is rather stating a fact that explaining the reason of that fact ».

Pour Walsh le mode de ponte le plus « parfait » était celui qui s'effectue dans la terre, mode de ponte que, trompé par les données d'Harris, il croyait à peu près général chez les Locustiens, les *Phanéroptérides* seuls faisant exception.

Riley n'eût pas de peine à le détromper. Après avoir rappelé les noms des *Niphidium*, des *Conocephalus* (?), des *Orchelimum*, qui déposent leurs œufs dans les végétaux, il concluait, non sans vivacité, par ces lignes qui peuvent tenir lieu de réponse à la question posée tout à l'heure « Mr Walsh premises being wrong, therefore, his conclusions are valueless; and while I can conceive that all these different ovipositors have been modified from some archetypal form, I can not consider any of them rudimental. They are all most admirably adapted to the habits and wants of the possessors » (p. 154—155).

Si l'on se reporte à la FIG. 18, on constate que les extrémités libres de la ligne en surcharge dans le présent croquis correspond exactement aux bords

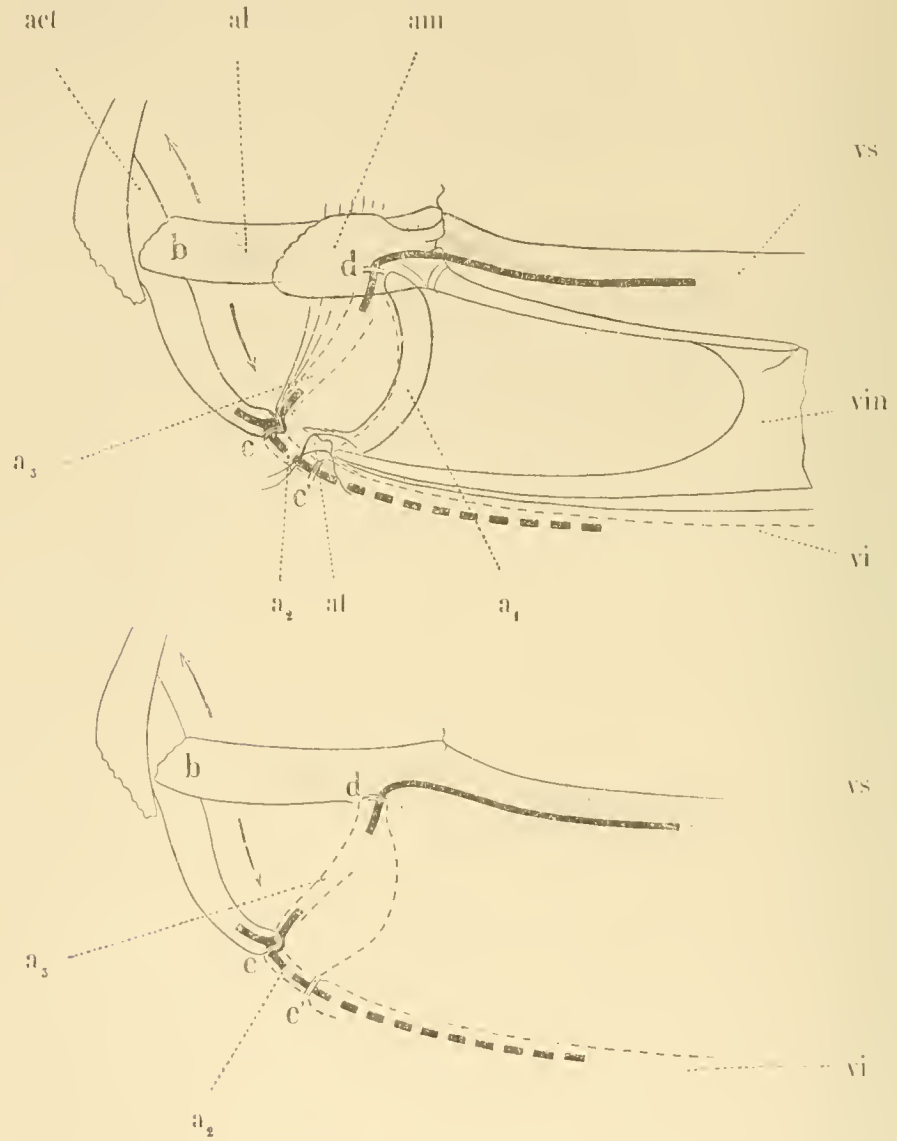



FIG. V. *Locusta viridissima*, ♀. Vue latérale interne des pièces chitineuses formant le côté droit de l'armature génitale. $a_1$, $a_2$, $a_3$, apodèmes; — *act*, acrotergite du neuvième segment; — *al*, apophyse latérale; — *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *b*, extrémité antérieure de l'apophyse latérale, *al*; — *c*, point d'articulation de la pièce triangulaire *cdc'* avec l'acrotergite *act*; — *c'*, point d'articulation de la valvule inférieure avec l'apodème $a_2$; — *d*, point d'articulation de la valvule supérieure avec l'apodème, $a_3$; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules intérieure, interne et supérieure (schématique).

supérieurs des valvules dorsale et ventrale; c'est qu'en effet ces derniers supportent seuls tout l'effort.

L'un et l'autre, FIG. V, *vs*, *vi*, s'articulent avec une barre rigide, l'apodème $a_3$, l'un directement, en *d*, l'autre par l'intermédiaire de l'apodème $a_1$, qui n'est pas autre chose que la base du sclérite, *cdc'*, dont l'apodème $a_3$ forme l'un des grands côtés. Cette pièce triangulaire n'est pas une dépendance du huitième segment auquel appartient la valvule ventrale; pour la clarté de l'exposition, on supposera cependant qu'elle fait corps avec la valvule qui, en réalité, s'articule avec elle en *c'*.

On peut considérer l'apodème $a_3$ comme formant l'un des côtés d'un autre triangle, *bcd*, dont le second et le troisième côtés seraient constitués, l'un *bc*, par une partie de l'acrotergite du neuvième segment, *act*, l'autre *bd*, par l'apophyse latérale, *al*.

En réalité, ce triangle n'est pas fermé. Ses côtés *bc* et *bd*, au lieu de se couper en *b*, sont à cet endroit séparés par tout l'intervalle qui existe entre l'extrémité de l'apophyse latérale, *al*, et la paroi du corps. C'est dire que le triangle est essentiellement déformable; l'étude de ses déformations donnera la clef du mouvement des valvules.

Tout allongement du côté *bc* aura pour effet, en redressant le côté *cd*, de déplacer vers la gauche le sommet *d*, et vers la droite le point *c'*, puisque l'angle *dcc'* est rigide, c'est-à-dire de provoquer un mouvement de la valvule dorsale vers la gauche et un mouvement de la valvule ventrale vers la droite. Toute diminution de longueur du même côté *bc* aura, au contraire, pour résultat de refouler vers la droite le point *d*, c'est-à-dire la valvule dorsale, et vers la gauche le point *c'*, c'est-à-dire la valvule ventrale.

Or, le déplacement du point *b* le long de l'acrotergite, *act*, n'est pas imaginaire; il est assuré sur l'Insecte vivant par la contraction de deux muscles dont l'action s'exerce précisément dans le sens indiqué par les flèches. Ces muscles sont désignés dans la FIG. 23 par les lettres $\beta$ et $\gamma$. Le premier, $\beta$, réunit l'extrémité de l'apophyse latérale, *al*, à la partie supérieure de l'acrotergite, *act*, et a pour antagonistes les muscles $\theta$ et $\eta$; le second, $\gamma$, réunit cette même extrémité à la partie inférieure de l'acrotergite et a pour antagonistes le muscle $\alpha$ et probablement aussi le muscle $\delta$.

L'étude du glissement des valvules se ramène donc à celle des mouvements d'oscillation de l'apodème $a_3$, autour du point fixe *c*. Toute traction musculaire tendant à le redresser suivant la verticale aura pour effets la protraction de la valvule ventrale, *vi*, et la rétraction de la valvule dorsale, *vs*; toute traction tendant à le rapprocher de l'horizontale produira l'effet contraire.

Mais de ces explications naît une objection sérieuse qui intéresse le mécanisme même de l'enfoncement de l'ovipositeur. Comment celui-ci pourra-t-il jamais s'enfoncer si la protraction d'une valvule est nécessairement accompagnée de la rétraction de celle avec laquelle elle est assemblée?

Il faut reconnaître d'abord que l'observation directe confirme de tout point ces données théoriques. Chez le *Pycnogaster Graellsi* et le *Thamnotrizon cinereus*, le mouvement de protraction des valvules ventrales est toujours accompagné d'un retrait des valvules dorsales. D'où vient que l'ovipositeur s'enfonce malgré tout? De ce que la rétraction des lamelles dorsales n'est jamais complète et reste bien inférieure à leur protraction.

Cette imperfection apparente de l'appareil de ponte est d'ailleurs corrigée chez la plupart des Insectes. La grande majorité des Locustiens qui pondent dans les végétaux ont le bord des lames garni de dents et cette dentelure, parfois très accentuée, suffit à immobiliser les valvules pendant leur temps de repos.

Les *Phanéroptérides* ont les lames denticulées sur les deux bords; il en est de même pour le *Xiphidium dorsale* et l'*Ephippigera rugosicollis*. Les valvules dorsales seules sont dentées chez le *Sathrophyllia rugosa*; les dents sont localisées sur les valvules ventrales chez les *Platycleis Saussureana*, *brachyptera* et *grisea*.

Enfin, il ne faut pas oublier que le glissement des lamelles supérieures sur les lamelles inférieures est associé à un autre mouvement, celui des deux lames de l'ovipositeur glissant l'une sur l'autre. Ce second mouvement exerce naturellement son influence sur le premier et peut fort bien supprimer dans la pratique tel ou tel déficit, dont une étude toute théorique pourrait exagérer l'importance.

β. Glissement des valvules du côté droit sur les valvules du côté gauche. — La fig. VI met sous les yeux l'ensemble des pièces chitineuses de l'armature interne vues par la face dorsale. Elle reproduit l'image dessinée dans la fig. 19 avec une légère différence : l'apophyse médiane, *am*, décentrée à dessein dans la fig. 19, a été ramenée ici dans l'axe de l'ovipositeur; quant au reste, toutes les dispositions prises pour l'exécution de la fig. V ont été de nouveau fidèlement observées.

Il suffit d'un examen très superficiel pour découvrir, au centre de la figure, un trapèze, *efgh*, dont l'apophyse transverse, *at*, et la base de l'apophyse médiane, *am*, forment les côtés les plus longs, et les valvules supérieures, *vs*, les deux autres côtés.

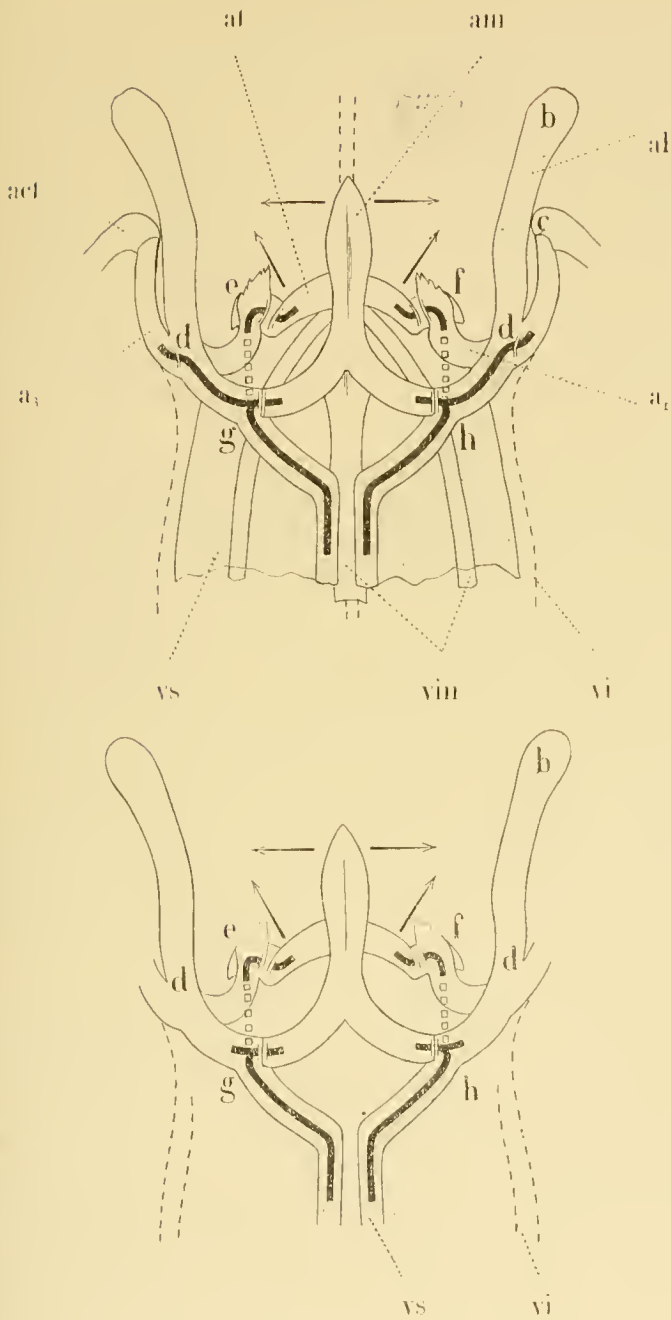



Fig. VI. *Locusta viridissima* ♀. Vue dorsale des pièces chitineuses de l'armature génitale. $a_1$, $a_3$, apodèmes; — *at*, apophyse transverse; — *e*, *f*, points d'articulation des valvules supérieures avec l'apophyse transverse; — *g*, *h*, points d'articulation des valvules supérieures avec l'apophyse médiane. Les autres lettres comme dans la Fig. V. (Schématique.)

En réalité les lignes *eg*, *fh*, n'existent pas et devraient être remplacées par les lignes brisées *edg* et *fdh*; la rigidité relative de l'angle que forment ces dernières au point *d*, légitime cependant cette substitution.

Il est clair que toute déformation du trapèze *efgh* aura pour conséquence nécessaire le déplacement du sommet d'au moins deux de ses angles et, par suite, des pièces qui y sont fixées.

Cette déformation peut s'effectuer ici de deux manières : par l'oscillation sur sa base de l'apophyse médiane, *am*, et par une traction exercée dans l'axe de l'ovipositeur, soit au point *e*, soit au point *f*. Dans le premier cas, comme dans le second, les valvules supérieures, *vs*, articulées avec les deux extrémités des barres rigides *ef*, *gh*, suivront le mouvement imprimé à leurs points d'attache et, d'après le sens de ce dernier, effectueront une protraction ou une rétraction.

Quant aux valvules inférieures, *vi*, elles obéiront sans doute à l'impulsion donnée aux valvules supérieures et les accompagneront dans leurs déplacements. Toutefois, l'étude de la figure précédente a montré que les lamelles ventrales étaient articulées et non soudées avec les lamelles dorsales ; cette particularité laisse deviner que la protraction des unes peut très bien ne pas être accompagnée, mais seulement suivie de la protraction des autres.

Une remarque analogue est suggérée par les rapports de l'apodème $a_1$, avec l'apophyse latérale, *al*; ici encore il n'y a pas rigidité parfaite ; de là pour le trapèze *efgh*, possibilité de déformations très variées dont l'analyse serait assez difficile à faire.

Pour éviter les interprétations fautives, il faut s'en tenir aux grandes lignes, déterminer quelles sont les principales pièces mobiles et en étudier les attaches musculaires. On sait que l'apophyse médiane, *am*, est reliée à la paroi latérale du corps par deux muscles, FIG. 23, ε, dont l'action s'exerce dans le sens indiqué par les flèches supérieures dans la FIG. VI ; leur contraction successive détermine l'oscillation de l'apophyse médiane, *am*, sur sa base, donc la rétraction de l'une des valvules supérieures en même temps que la protraction de l'autre.

On sait également qu'aux points *e* et *f*, c'est-à-dire aux deux extrémités de l'apophyse transverse, *at*, sont fixés les muscles ζ, qui unissent les deux bouts de cette barre chitineuse à l'acrotergite du neuvième segment, *act*, et exercent leur traction dans la direction des flèches, qui, dans la FIG. VI, s'éloignent en divergeant des points *e* et *f*.

Il est clair que les muscles α, δ, η, θ, dont on a fait mention plus haut à titre de muscles antagonistes, peuvent exercer le même rôle dans le mouvement de glissement des deux lames l'une sur l'autre, et compliquer ainsi singulièrement le jeu des différentes pièces.

Il était nécessaire de faire, en terminant, cette remarque pour mettre en garde contre une explication trop simpliste de ce mécanisme, et achever de faire comprendre pourquoi il est de bonne prudence de ne pas attribuer à la légère une fonction exclusive aux muscles et aux apophyses de l'ovipositeur.

## Chapitre II.

# La ponte.

Le mot de ponte soulève une question d'un réel intérêt physiologique, celle de la progression de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur. On examinera dans le présent chapitre la valeur des explications données par les auteurs, puis on établira sur les résultats fournis par l'observation directe, une solution du problème aussi complète que possible.

### A. Revue bibliographique.

Il serait long et médiocrement utile de rechercher dans les ouvrages anciens les données qu'ils peuvent contenir sur ce point. Il suffira de rappeler comme digne d'attention la figure bien connue de Rösel (1) représentant la femelle du *Decticus verrucivorus* dans l'acte de la ponte. On sait que cette figure, devenue classique, se trouve reproduite dans un grand nombre d'ouvrages de vulgarisation. La seule chose à noter dans toutes ces vignettes c'est que, supposant aux valves de l'ovipositeur un écart « facultatif », elles représentent les œufs tombant librement pour se réunir en tas au fond d'un puits. Ces idées, comme on va le voir, se sont transmises sans modifications bien profondes à travers un assez grand nombre d'ouvrages plus récents.

Brullé (36) décrit la ponte d'une façon sommaire. On a dit qu'il considérait l'ovipositeur comme formé de deux lames; il attribue à celles-ci la faculté de s'écarter au gré de l'animal. La femelle « enfonce sa tarière dans le sol en élevant un peu le bout de l'abdomen ... Après quelques mouvements, les deux lames de cette tarière parviennent assez avant, s'écartent et laissent ainsi les œufs tomber un à un » (p. 120).

Serville (39) s'en est tenu, pour le fonctionnement de l'ovipositeur aussi bien que pour sa conformation, aux idées de Brullé, dont il copie mot pour mot le passage transcrit ci-dessus.

La question de la ponte a été traitée par Ratzeburg (39); il lui consacre une figure, exacte reproduction de celle de Rösel.

Parlant de la tarière des Locustiens, Castelnau (40) dit qu'elle est « composée de deux lames qui se rapprochent pour percer le sol et qui

(1) Insekten-Belistigungen, 1746-1792; II, t. VIII, fig. 4.

s'écartent pour laisser tomber un œuf dans la fente pratiquée auparavant dans la terre pour le recevoir » (p. 201).

Lacaze-Duthiers (52) examine en détail le jeu de l'ovipositeur, mais *a priori*, d'après l'organisation plutôt que d'après l'observation directe. L'auteur a mentionné déjà les rapides mouvements de va-et-vient que l'on observe dans les pièces de l'ovipositeur de la Locuste vivante et il suppose qu'ils interviennent, soit dans l'enfoncement de l'organe dans la terre, soit dans le glissement des œufs. « Il n'est pas douteux, dit-il, que les œufs n'arrivent dans le lieu où ils doivent être déposés en glissant entre les lames de l'oviscapte; la disposition de la plaque sous-génitale favorise leur introduction entre les deux valves que l'animal peut, du reste, écarter à volonté.

Remarquons que, lorsque l'écartement a eu lieu, les lobes du sternite jouent le rôle de ressort et rapprochent les valves. Du reste, ces mouvements longitudinaux rapides et peu étendus des éléments de l'oviscapte facilitent le glissement des œufs » (p. 239).

Fischer (53) donne une traduction littérale de la phrase de Brullé.

Milne-Edwards (68) ne traite pas la question du mécanisme de la ponte. Il fait simplement allusion dans une note à la fonction de l'ovipositeur. « Lorsque la ponte va se faire, dit-il, la sauterelle reploie cet organe en-dessous et l'enfonce dans le trou préparé pour le logement des œufs. Ceux-ci descendent dans l'intérieur de l'oviscapte dont ils écartent un peu les valves » (p. 220).

Avec Dewitz (75), la question fait un pas et le rôle actif des pièces de l'ovipositeur dans la progression de l'œuf est nettement affirmé : « Die Bewegung des Eies zwischen den beiden seitlichen Hälften der Scheide wird wohl durch ein Hin- und Herschieben der oberen und Hülfscheiden auf den untern bewirkt, indem sich jeder Grat in seiner Nuth bewegt » (p. 180).

Girard (76), selon son habitude, emprunte aux ouvrages antérieurs ses renseignements sur la ponte, et l'on est peu surpris de retrouver dans son traité la phrase de Brullé : « Après quelques mouvements, les valves parviennent assez avant, s'écartent et laissent tomber les œufs un à un » (p. 167).

Bertkau (76) n'a pas étudié spécialement le mécanisme de la progression, mais plusieurs fois il lui est arrivé de surprendre le *Leptophyes punctatissima* ou des *Meconema varium* dans l'acte de la ponte et il a été frappé de trouver chaque fois l'œuf arrêté à l'extrémité de l'ovipositeur. On reviendra plus loin sur la conclusion que tire l'auteur de cette particularité; il suffira pour le moment de l'énoncer. « Der Umstand, dit Bertkau, dass in

den zahlreichen (ungefähr 10) Fällen das Ei immer an derselben Stelle des Ovipositors angetroffen wurde, lässt schliessen, dass gerade zum Passiren der letzten Strecke des Ovipositors die meiste Zeit erfordert wird - (p. 242).

D'après Brehm et Kunckel d'Herculais (80), la femelle du *Decticus verrucivorus* - fait glisser six à huit œufs blanchâtres - le long de sa tarière (p. 441).

Brunner (82) laisse entendre que les œufs sont expulsés par les déplacements des lamelles de gauche contre celles de droite : - Die Eier werden einzeln gelegt, indem die Legescheide sich in dürre Pflanzenstengel oder in den Boden einbohrt und durch eine Verschiebung der beiden linksseitigen Lamellen gegen die rechtsseitigen die Eier vorschiebt - (p. 244).

Berlese (82) donne le premier la véritable explication du mécanisme de la progression de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur, en attribuant aux pièces internes le rôle principal ; malheureusement, l'auteur fait encore une large part à l'écartement facultatif des valves et à l'action de la pesanteur, ce qui laisserait entendre que c'est la connaissance anatomique de l'appareil et non l'observation directe qui lui a suggéré les explications données. Voici d'ailleurs le passage en question : - L'ufficio principale di questo organo (il gladium) è di spingere le uova lungo il succhio. L'uovo, espulso dalla vulva, entra (e vedremo come) nell' oviscapto. Colà le sue pareti vengono a contatto colle lamelle del *gladium*, questo organo si muove all' indietro (protrazione) e spinge l'uovo, indi viene di nuovo ritirato verso il corpo (retrazione), ma in questo movimento non è seguito dall' uovo, trattenuto da minutissime squamette del tegumento, che tapezza le pareti interne delle lamine ; una nuova spinta del gladium caccia allora l'uovo più innanzi nel succhio, sino a che, mediante siffati movimenti alternativi di va e vieni del *gladium* stesso, l'uovo è sospinto al di fuori. L'uovo però è aiutato a discendere anche da leggieri moti delle lamine stesse del succhio. Così, quando tutto l'organo è diretto in basso (come accade quando le Locuste depongono i germi nel terreno) le lamine possono scostarsi l'una dall' altra, ed allora l'uovo cade pel suo proprio peso - (p. 261).

Xambeu (04) ne semble pas avoir eu connaissance du travail de Berlese, car il écrit en parlant de l'*Ephippigera vitium* dont il vient d'observer la ponte : - En fin d'action les valves s'ouvrent pour laisser glisser les œufs l'un après l'autre - (p. 125).

Snodgrass (05) dit que, l'ovipositeur du *Peranabrus scabricollis* Thomas une fois enfoncé dans la terre, « strong peristaltic contractions of the abdomen ... take place for a minute or so as then the ovipositor is withdrawn » (p. 80). Il est évidemment question de la ponte dans ce passage. Quelques lignes plus loin, l'auteur en parle de nouveau en termes plus exacts. Les œufs, dit-il, « are discharged of the tip of the ovipositor, passing slowly along its entire length, one at time, by a slight movement of the blades upon one another » (p. 81).

Il faut en dire autant de Tümpel (08), qui s'exprime ainsi sur la ponte : « Beim Legen der Eier, die länglich und meist seitlich zusammengedrückt sind, reiben sich die linke und die rechte Seite des Legestachels gegeneinander, wodurch die Eier in der langen Röhre vorgeschoben und endlich aus dem Legestachel ausgestossen werden » (p. 198).

Pour Horton et Pemberton (15), le mécanisme de la ponte du *Scudderia furcata* se ramènerait à des contractions rythmées de l'abdomen : « ... the abdomen begins to expand and contract rhytmically, forcing the egg between the blades of the ovipositor into the cavity in the leaf. The complete operation of depositing one egg requires about four and one-half minutes » (p. 12).

Afin de mieux faire ressortir les résultats qui paraissent définitivement acquis et les obscurités qu'il reste à éclaircir, on peut résumer dans ces quelques remarques la revision bibliographique qui précède :

1) Les observations directes sur le mécanisme de la ponte sont peu nombreuses ; il ne saurait être inutile de chercher à les préciser et à les compléter.

2) La progression de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur a été souvent expliquée par un écart facultatif de ces pièces et par l'effet de la pesanteur exerçant son action sur l'œuf dès que l'organe a pris la position verticale. Brullé, Castelnau, Girard disent que les œufs *tombent*; Lacaze-Duthiers, Brehm et Xambeu, qu'ils *glissent*; Milne-Edwards, dont la manière de voir est utile à connaître parce que le travail de Lacaze-Duthiers a été fait dans son laboratoire, dit expressément qu'ils *descendent* entre les lames ; Berlese lui-même, enfin, mentionne l'écart facultatif des valves et l'action de la pesanteur comme facteurs secondaires dans le mécanisme de la progression. Six auteurs seulement ont fait intervenir le mouvement des valvules, Lacaze-Duthiers pour faciliter, Dewitz, Brunner, Berlese, Snod-

GRASS et TÜMPEL pour déterminer purement et simplement le cheminement de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur (1).

### B. Données de l'observation.

C'est aux grands Locustiens à ovipositeur bien développé qu'il faut demander les premières indications sur le fonctionnement de l'appareil de ponte. Le *Locusta viridissima*, le *Decticus verrucivorus*, l'*Ephippigera vitium*, le *Platystolus surcularius* et le *Pycnogaster Graellsi*, fourniront un matériel de choix pour les expériences. Puisque chez tous la ponte s'effectue selon le même mode, il suffira d'énoncer d'une façon générale les résultats de l'observation.

Une période de repos succède aux manœuvres toujours pénibles de l'enfoncement. L'Insecte exécute de longues aspirations accompagnées, sans doute, d'efforts musculaires destinés à faciliter l'introduction d'un œuf dans l'ovipositeur. Si l'on porte alors l'attention sur la région basale et supérieure des valvules dorsales, on voit tout à coup la membrane qui recouvre l'espace triangulaire délimité par la base des deux valvules, s'animer comme d'une sorte de frémissement ou de va-et-vient longitudinal à la fois rapide et très étendu. Bientôt l'œuf apparaît et, si la bête consent à pondre, l'abdomen à une certaine distance du sol, on peut le voir avancer par petites saccades entre les deux lames jusqu'au moment où il disparait dans l'épaisseur de la terre. L'Insecte, jusqu'ici, était dans l'immobilité complète, mais l'œuf est à peine disparu que les deux lames de l'ovipositeur commencent à glisser rapidement l'une sur l'autre et sur place, puis rentrent elles-mêmes dans le repos. Un œuf a été pondu.

La tarière est alors retirée du sol et, la plupart du temps, l'Insecte se met à la recherche d'un autre emplacement pour y déposer un second œuf.

Telles sont, en gros, les manœuvres de la ponte ; il s'agit maintenant

(1) Deux ans avant DEWITZ, KRAEPELIN, dans ses « Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwickelungsgeschichte des Stachels der Bienenartigen Thiere » (Zeitschr. f. wiss Zool, 1873), avait donné des indications très suggestives sur la ponte des Térébrants ; il se peut qu'elles aient inspiré DEWITZ et ses successeurs. « Zunächst und vor allem, dit KRAEPELIN, ist es die alternirende Bewegung der Stechborsten, welche das Ei vorwärts treibt ... » (p. 319). Bien plus, le premier, il avait indiqué le rôle probable de la pression sanguine dans le mécanisme de la progression de l'œuf : « Zu dieser motorischen Kraft gesellt sich sicher noch eine zweite. Ich meine die in das Innere der Stechborsten getriebene Blutflüssigkeit, welche durch Vermittelung der bei Terebrantiern meist dünnen und elastichen Innenwände der Stechborsten einen bedeutenden Druck auf das zwischen den Letzteren befindliche Ei auszuüben im Stande sein dürfte » (ibid.).

d'étudier en détail le mécanisme de la progression de l'œuf et pour cela d'examiner successivement les divers facteurs mis en avant pour l'expliquer.

a) *Écartement facultatif des valves.* — On a vu au commencement de ce travail que l'anatomie de l'ovipositeur ne permettait pas de l'admettre sans restriction. Il n'existe pas de muscles capables de provoquer un mouvement de ce genre dans les valvules. Il suffit, pour s'en convaincre, de jeter les yeux sur les FIG. **33**, **34**, **39**, **44**, etc. ; au-delà du point de bifurcation des valvules internes, on ne rencontre pas un seul élément musculaire longitudinal dans les coupes transversales de l'ovipositeur.

Les muscles rétracteurs de la fourche, FIG. **23**, *z*, *y*, pourraient à la rigueur provoquer par leur contraction le gonflement de la région basale de l'ovipositeur et, partant, occasionner un léger écartement de l'extrémité des lames; mais ce mouvement est, dans le cas ordinaire, rendu impossible par la présence de la pièce basilaire impaire elle-même, qui maintient unies les quatre valvules externes. Cette remarque n'a pas échappé à LACAZE-DUTHIERS. Il dit expressément dans le passage transcrit que, lorsque l'écartement des lames de l'ovipositeur a eu lieu, « les lobes du sternite (les valvules internes) jouent le rôle de ressort et rapprochent les valves. » Cette affirmation, il faut l'avouer, s'accorde mal avec la phrase précédente du même auteur où il est dit en toutes lettres que l'animal peut écarter ses valves « à volonté. »

De plus si l'écartement facultatif des valves est possible, il doit pouvoir être observé, soit au moment de la ponte, soit dans d'autres situations où il serait utile à l'Insecte de le provoquer. Or l'écartement des valves au moment de la ponte a tous les caractères d'un effet purement passif dû au passage de l'œuf, et, en temps ordinaire, l'Insecte est incapable de se débarrasser par ce moyen d'un corps étranger, si petit soit-il, introduit par hasard ou à dessein entre les deux lames.

Enfin, il suffit d'avoir assisté une fois à l'opération laborieuse de l'enfoncement de l'ovipositeur dans la terre, ou mieux encore dans une tige, pour être persuadé que le milieu lui-même où s'effectue la ponte est un obstacle insurmontable à l'écartement.

Cet ensemble de remarques vaut sans nul doute pour la grande majorité des Locustiens; la question se pose de savoir s'il s'applique également aux Insectes possédant un ovipositeur d'une constitution spéciale, comme les *Phanéroptérides*, par exemple, et quelques *Sténopelmatides?*

Il faut reconnaître aux *Phanéroptérides* la faculté d'écarter à volonté les deux lames de l'ovipositeur; mais ce mouvement réel est presque imperceptible et ne dépasse guère, par son amplitude, celui que l'on provoque quelquefois chez les autres Locustiens par l'amputation de la tarière. Dans ce cas l'Insecte fera des efforts prolongés pour disjoindre les valves et se débarrasser ainsi de la goutte de sang suspendue à l'extrémité de l'organe lésé; mais jamais l'écart produit ne pourra suffire au passage d'un œuf.

Il n'en est pas moins vrai que chez les *Phanéroptérides* et chez le *Troglophilus neglectus*, la pièce basilaire est très courte. Son retrait forcé à la suite d'une contraction exagérée de ses muscles moteurs, peut donc avoir chez eux un résultat plus sensible que chez d'autres Locustiens.

Bref, l'opinion admise jusqu'ici, d'après laquelle les valves jouiraient de la faculté de s'écarter à volonté, manque de base; les détails qui accompagneront tout à l'heure l'explication du mécanisme de la progression de l'œuf achèveront de prouver que l'écartement des valves pendant la ponte est exclusivement passif.

b) *Action de la pesanteur.* — La pesanteur n'a aucune part appréciable dans le mouvement de l'œuf entre les deux lames. On pourrait le déduire de ce qui précède; mais il semble préférable de l'établir par quelques faits. Une expérience facile à faire est décisive sur ce point. Il suffit de saisir entre les doigts un Insecte surpris dans l'acte de la ponte et de le placer dans les positions les plus variées; quoi que l'on fasse, l'œuf avancera régulièrement et atteindra l'extrémité de l'ovipositeur (1).

Or cette expérience est réalisée d'une façon courante et comme tout naturellement par les espèces qui pondent dans les végétaux. C'est un fait presque banal de voir le *Xiphidium dorsale*, le *Thamnotrizon cinereus* ou le *Leptophyes punctatissima* pondre la tête en bas.

Sans soupçonner, peut-être, l'intérêt que pouvait offrir au point de vue physiologique cette particularité, beaucoup d'auteurs l'ont relevée au cours de leurs observations. De Peyerimhoff (08) la signale chez l'*Ephippigera confusa*, S. Perez (10) chez l'*Ephippigera rugosicollis* et, avant eux, Hancock (04) chez l'*Orchelimum glaberrimum*; il arrive si fréquemment à ce dernier Insecte de pondre la tête en bas que l'auteur américain semble considérer sa manière de faire comme habituelle et normale.

(1) C'est l'expérience faite sans le savoir par Bertkau (76, p. 242) sur le *Leptophyes punctatissima* et le *Meconema varium*.

c) *Mouvements des pièces de l'armature.* — L'expulsion de l'œuf chez les Orthoptères à long ovipositeur se décompose naturellement en deux temps. L'œuf doit d'abord parcourir l'oviducte et la courte portion de canal impair qui lui fait suite; ce trajet à travers un tube à parois molles, mais susceptibles de mouvements vermiculaires, est commun aux œufs de tous les Insectes et s'effectue de la même manière.

Au sortir de la chambre périvulvaire, l'œuf s'engage ensuite dans l'ovipositeur. Les parois du conduit formé par les valvules sont fortement chitinisées et ne sauraient être le siège des mêmes contractions. Il faudra donc un dispositif anatomique spécial pour y déterminer la progression de l'œuf.

2. Trajet parcouru par l'œuf depuis sa sortie de l'ovaire jusqu'à l'entrée de l'ovipositeur. — Le rôle des mouvements vermiculaires de l'oviducte une fois mentionné, il reste peu de chose à dire sur cette partie du trajet. Les seuls détails dignes d'être relevés ont trait à l'œuf lui-même. Celui-ci offre dans l'ovaire une orientation déterminée et s'engage dans l'oviducte, le bout qui porte l'appareil micropylaire dirigé en avant.

Si l'on examine l'ovaire d'un Locustien dont les œufs ont l'extrémité antérieure et l'extrémité postérieure nettement différenciées, celui du *Conocephalus mandibularis*, si l'on veut ou, mieux encore, celui d'un *Pseudophyllide (Sathrophyllia rugosa, Phyllominus nodulosus, Cleandrus neriifolius*, etc.), on verra que, chez ces Insectes, le dispositif pneumatique de l'œuf regarde toujours le sommet de l'ovaire, et son appareil micropylaire, la base des gaines ovigères. C'est dans cette position que l'œuf traverse les oviductes; une orientation plus précise encore va lui être donnée dès qu'il en sera sorti. Arrivé à l'entrée de l'oviducte commun, l'œuf est soumis à l'influence d'un certain nombre de muscles, à celle du sphincter de l'organe en question tout d'abord, mais aussi à celle de la bride transversale qui unit à ce niveau les pleures du huitième segment. Pour franchir ce passage, il est tout naturel que l'œuf fasse coïncider sa courbure avec celle de la base de l'abdomen; il cheminera donc, désormais, le bord convexe appliqué contre la paroi dorsale de l'Insecte.

La longueur de l'oviducte commun étant très faible, la pointe antérieure de l'œuf est à peine enfoncée dans l'intérieur de ce conduit que déjà sa pointe inférieure, portant l'appareil micropylaire, s'engage sous la coupole au centre de laquelle débouche la spermathèque. Ce détail a son importance. Un coup d'œil jeté sur la fig. 9 montre que l'orientation de l'œuf ici

encore ne peut pas être quelconque. Les parois latérales de la coupole, *c*, sont rapprochées et maintiennent accolées les deux lèvres de la vulve, *v*. D'autre part elles sont résistantes et l'œuf en s'engageant sous cette espèce de voûte, au lieu d'en écarter les parois, tendra plutôt à s'orienter lui-même de manière à opposer le moins de résistance possible à sa progression.

Sa forme comprimée se prête à merveille à cette manœuvre et, cette seconde orientation se combinant avec la première, il arrivera, en fin de compte, que la région micropylaire de l'œuf sera mise forcément en contact avec le débouché de la spermathèque.

Les indications qui précèdent sont tout à fait générales; leur application à un Insecte déterminé peut exiger quelques correctifs. La coupole spermathécale n'est pas également développée chez toutes les espèces, l'œuf est souvent cylindrique et très faiblement arqué.

De fait, il peut se faire que dans certaines tribus de Locustiens, celle des *Decticides* entre autres, l'orientation de l'œuf durant cette partie du trajet soit quelconque; il peut arriver également que l'œuf soit fortement arqué et cylindrique ou encore assez nettement comprimé, mais presque droit; dans ces divers cas le rôle de la coupole pourra être nul et la forme de l'œuf suffira seule à assurer une orientation convenable; ce sera le cas du *Xiphidium dorsale*, du *Phaneroptera quadripunctata*. Ailleurs, au contraire, la forme de l'œuf sera presque droite, mais une légère compression latérale rendra plus efficace l'action de la coupole; ainsi en sera-t-il pour le *Locusta viridissima*.

Quoi qu'il en soit, ces explications sont pleinement conformes aux données de l'observation et peuvent être aisément confirmées par les faits. La FIG. **VII**, exécutée d'après une photographie, représente un œuf du *Xiphidium dorsale* dans la tige de jonc où il vient d'être pondu. La tige a été fendue longitudinalement, l'incision passant par le trou de ponte dont l'entrée déchiquetée demeure visible à quelque distance au-dessus de l'œuf, sur la gauche du dessin.

L'orientation de l'œuf est intéressante à constater.

On remarque d'abord que sa pointe la plus effilée, celle qui correspond à l'appareil pneumatique, est la plus rapprochée de l'orifice.

En second lieu, l'œuf n'est pas droit, mais légèrement arqué, et la courbe tracée par son profil est précisément à l'inverse de celle que dessineraient les contours de l'ovipositeur à cette même place. Il faut donc en conclure que l'œuf était orienté avant de s'engager entre les lames de

l'organe de ponte et comme, de plus, la plage micropylaire occupe sur le bord convexe de l'œuf une région située à quelque distance de son extrémité inférieure, l'hypothèse de l'orientation de l'œuf est ici parfaitement réalisée.

Fig. VII. *Xiphidium dorsale.* Œuf en place dans une tige de jonc où il vient d'être pondu. La tige a été ouverte par une incision longitudinale. (D'après une photographie.)

On peut encore établir la valeur de cette hypothèse d'une autre manière. Il est facile de saisir un Insecte dans l'acte de la ponte et d'en fixer l'extrémité abdominale avant que l'œuf n'ait eu le temps de sortir de l'ovipositeur ; les coupes transversales révèleront la présence des micropyles sur la face dorsale, entre les bords supérieurs des valvules supérieures. La fig. **105**, relative au *Locusta viridissima*, donne l'image d'une coupe pratiquée dans ces conditions; l'emplacement des micropyles y est indiqué par la lettre *m*. La même expérience a été faite sur le *Platystolus surcularius* et sur le *Pycnogaster Graellsi*; elle a fourni dans les deux cas le même résultat.

D'après ce que l'on vient de dire, il est presque superflu de signaler le lien qui existe entre l'orientation de l'œuf et le phénomène de la fécondation. C'est au moment où l'appareil micropylaire arrive devant le débouché de la spermathèque que l'élément mâle pénètre dans l'œuf.

Déjà de Siebold et Stannius (49) avaient émis cette idée; elle a été répétée après eux par un certain nombre d'auteurs et notamment par Berlese et E. Perrier (1). Le seul reproche que l'on pourrait peut-être adresser aux uns et aux autres serait d'avoir appuyé cette vérité sur des données anatomiques défectueuses. Chez les Locustiens, l'œuf n'est pas fécondé, comme le dit Berlese (82), « nell' utero » (l. c., p. 278), mais bien dans la chambre périvulvaire. Il a été prouvé, en effet, dans la première partie de ce travail que le conduit de la spermathèque ne s'ouvrait pas dans l'oviducte commun.

Est-il permis d'affirmer que dans tous les cas l'œuf aura l'orientation désirée? vraisemblablement non; mais on peut supposer que, même alors, l'exiguïté du conduit par lequel il est obligé de passer en assure la fécondation.

(1) Traité de Zoologie; Paris (p. 1204).

Une fois fécondé, l'œuf continue sa marche en glissant sur le fond de la coupole abondamment lubréfiée par le produit des glandes contenues dans l'épaisseur de ses parois et s'engage dans l'ovipositeur.

3. Trajet de l'œuf dans l'ovipositeur. — Afin de mettre plus d'ordre dans l'exposé de la question, on peut distinguer, dans le trajet accompli par l'œuf dans cette région, trois tronçons. Le premier, ou tronçon basilaire, comprend l'espace qui sépare l'apophyse transverse de la naissance de la fourche; le second, ou tronçon moyen, commencerait à la bifurcation de la pièce basilaire impaire et se terminerait à quelque distance de l'extrémité des valves de l'ovipositeur; le reste de l'organe représenterait le tronçon apical.

1. *Progression de l'œuf dans le tronçon basilaire de l'ovipositeur.* — Il n'est pas inutile de rappeler, avant d'aborder le sujet, les modifications apportées dans les rapports des pièces de l'ovipositeur avec l'extrémité abdominale par l'attitude même des pondeuses. L'organe de ponte n'est plus dans l'axe du corps, mais fait avec lui un angle très obtus. Il s'agit de savoir si dans ces conditions un dispositif spécial est nécessaire pour assurer l'introduction de l'œuf entre les valves. A en croire Lacaze-Duthiers (52), la plaque sous-génitale favoriserait, par sa disposition, le passage de l'œuf de l'oviducte commun dans l'ovipositeur (l. c., p. 239). Berlese (82) est plus explicite encore : « Nelle Locuste, dit-il, l'uovo entrato nell' utero è da suoi muscoli spinto fuori della vulva; l'ottavo arco inferiore è mobile dall' alto all basso; sollevandosi, porta l'uovo in mezzo ai due filetti inferiori che per riceverlo si scostano leggermente l'un dall' altro. Penetrato nel succhio, il *gladium*, col solito mezzo, lo espelle. Avverto però che in questo gruppo, l'uovo potrebbe uscire attraverso la vulva, e recarsi all' esterno senza l'intervento dell' ovipositore giacche l'ottavo arco inferiore è mobile dall' alto al basso » (p. 278).

En dépit de ces allégations, on peut affirmer que le rôle de la plaque sous-génitale est, dans le cas présent, très secondaire.

Il suffit d'examiner la fig. 1 ou encore la fig. 9, pour se persuader qu'aucun dispositif spécial n'est requis pour assurer l'introduction de l'œuf dans l'ovipositeur à sa sortie de l'oviducte commun ; celui-ci, de fait, s'ouvre dans l'espace délimité par les valvules ventrales, *vi*, dont les bords inférieurs sont, au niveau de l'orifice vulvaire, *v*, à peu près contigus; l'œuf n'est pas sorti de l'oviducte commun qu'il se trouve déjà engagé dans l'ovipositeur.

L'attitude prise par les pondeuses a pour effet d'exagérer encore le contact entre ces deux organes; d'où il faut conclure que l'expulsion de l'œuf à ce niveau est, si tant est qu'elle se produise jamais, purement accidentelle.

On pourrait aller plus loin et prouver par des exemples que le rôle de la plaque sous-génitale est à peu près nul si on considère l'organe en tant que sclérite; tandis qu'au contraire sa paroi interne peut, en se soulevant sous la pression du sang, contribuer dans certains cas à maintenir unies les valvules inférieures.

Cette réflexion s'impose naturellement à l'observateur témoin de la ponte du *Thamnotrizon cinereus*. Chez cet Insecte, la plaque sous-génitale est, pendant la ponte, relevée au point de laisser complètement à découvert la base de l'ovipositeur, mais, par contre, sa paroi interne forme, de chaque côté de l'organe, une hernie très accentuée dont la présence a sans nul doute pour effet de fermer à l'œuf toute issue vers l'extérieur.

Quoi qu'il en soit, il existe de fortes raisons de croire que le rôle des parois internes de la chambre périvulvaire a, dans le mécanisme de la progression de l'œuf à cet endroit, une importance au moins égale à celle de la plaque sous-génitale.

Ainsi que le montre la figure d'ensemble I, la coupole, *c*, est orientée de manière à imprimer à l'œuf qui vient d'être fécondé un changement de direction et à rendre celle-ci verticale d'horizontale qu'elle était. Aidé sans doute par la contraction des brides musculaires qui relient le plafond de la chambre périvulvaire aux parois de l'abdomen, l'œuf s'engage sous l'apophyse transverse, *at*, et, après avoir rencontré sur son passage le débouché de la glande de l'ovipositeur, *gp*, est définitivement enserré dans l'étroit espace circonscrit par les valvules.

On a vu plus haut que l'entrée de l'œuf dans l'ovipositeur était précédée d'une sorte de frémissement de la membrane recouvrant l'espace triangulaire que délimitent à leur base les valvules supérieures. Si donc on ampute d'un coup de ciseaux le bout de l'abdomen à ce moment, la dissection montrera l'œuf arrêté dans cette région, le bout inférieur atteignant le niveau de la bifurcation des valvules internes. La coupe représentée par la FIG. **103**, empruntée au *Platystolus surcularius*, a été faite à travers un ovipositeur amputé dans ces conditions; elle intéresse l'œuf un peu au-dessous de sa région moyenne. Les données anatomiques pouvant seules suppléer ici à l'observation directe, il importe d'examiner de près cette coupe transversale.

A ce niveau, les parois du canal cylindrique que traverse l'œuf sont

constituées, pour la moitié supérieure, par la tige en gouttière de la pièce interne, *pb*, pour la moitié inférieure, par les valvules ventrales, *vi*.

Tandis que les lamelles dorsales, *vs*, sont revêtues, en dehors comme en dedans, d'une épaisse couche de chitine rendant leur déformation impossible, malgré les pressions auxquelles elles peuvent être soumises, la pièce basilaire, *pb*, aussi bien que les valvules inférieures, *vi*, n'ont de renforcée que leur paroi externe. Leur face interne, appliquée sur l'œuf, est limitée par une membrane molle, finement dentelée et susceptible, en se déformant, d'élargir la lumière du canal ou de la réduire.

Mais la plasticité de l'enveloppe cutanée n'est pas la seule circonstance qui mérite l'attention; les tissus mous sous-jacents fournissent aussi des renseignements.

Sous l'enveloppe chitinisée s'étend la couche hypodermique ordinaire, qui circonscrit une vaste lacune sanguine, *l*, où baignent quelques troncs trachéens, *tr*, associés dans leur trajet à des cordons nerveux, *cn*.

Les éléments musculaires font défaut à ce niveau; mais, un peu plus près de la base de l'ovipositeur, on les trouverait représentés par les muscles de la fourche dont les dernières fibres ont pris leur point d'attache à l'endroit même où cette pièce s'individualise, FIG. 32, *x*.

Quelle peut être la cause qui détermine la progression de l'œuf dans cette région? Il est assez difficile de le dire pour l'instant.

Il faut supposer que la pièce basilaire impaire exerce dès ce moment une action réelle sur la marche de l'œuf, peut-être par un mouvement de va-et-vient, peut-être aussi simplement par la contraction rythmée de ses muscles longitudinaux combinée avec l'afflux du sang dans sa lacune sanguine.

La première hypothèse est la plus vraisemblable; elle a de plus sur la seconde l'avantage d'expliquer le frémissement observé à la base des valvules dorsales.

Dans tous les cas, dès que l'extrémité antérieure de l'œuf a franchi cette région, la fourche entre en action; c'est le mécanisme de ce mouvement qu'il va falloir analyser.

2. *Progression de l'œuf dans le tronçon moyen.* — Ainsi qu'il a été dit plus haut, c'est à BERLESE (82), que revient l'honneur d'avoir signalé pour la première fois le rôle joué par la fourche dans la progression de l'œuf. « L'ufficio principale di questo organo », dit-il, « è di spingere le uova lungo il succhio » (l. c., p. 261). Les explications qui suivent cet

énoncé, d'ailleurs très clair et rigoureusement exact, les détails que donne l'auteur, à la même page, sur les rapports qui unissent les pièces de l'ovipositeur avec la fourche, dont le rôle secondaire est « di tener unite le due lamine dell' oviscapto » (ibid.), tout cet ensemble, en un mot, est difficile à concilier avec l'affirmation par laquelle se termine le paragraphe cité : « Cosi, quando tutto l'organo è diretto in basso, .... le lamine possono scostarsi l'una d'all' altra, ed allora l'uovo cade pel suo pròpio peso » (ibid.). A la lecture de cette phrase, on se demande si l'auteur a réellement observé le passage de l'œuf entre les lames.

Les lignes qui suivent auront pour but d'établir le fait de la progression de l'œuf dans le tronçon moyen de l'ovipositeur sur les données de l'expérience, et d'en fournir ensuite une explication aussi parfaite que possible.

Il importe avant tout de préciser la situation actuelle de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur. La FIG. **VIII**, reproduction légèrement modifiée de la FIG. **I**, représente la moitié droite de l'extrémité abdominale du *Locusta viridissima*, vue par la face interne. L'œuf, *o*, est dessiné dans la position qu'il occupe au moment où il atteint le niveau de la bifurcation de la pièce basilaire impaire, *pb*, et s'engage entre les dents de la fourche, les valvules internes, *vin*, dont une seule, celle de droite, est visible sur le dessin.

Pour parvenir à cet endroit, il a donc, au sortir de la chambre périvulvaire, *cpv*, soulevé la papille au sommet de laquelle s'ouvre la glande de l'ovipositeur, *gp*, puis glissé sous la pièce basilaire impaire de la fourche, *pb* ; la FIG. **103** a montré les rapports qu'il avait à ce niveau avec les valvules. Quand il aura dépassé cette région, il sera directement en contact avec les dents de la fourche, *vin*, sur la majeure partie de sa longueur, mais sur une portion très faible de sa surface, FIG. **104**, et la question qui se pose est de savoir comment s'effectuera sa progression dans cette région de l'ovipositeur.

*1re Expérience.* — Sur l'ovipositeur d'une femelle, quelques traits transversaux ont été faits à l'aide d'un pinceau trempé dans un vernis noir. Le jour de la ponte venu, l'Insecte introduit sa tarière dans le sol de la manière indiquée et se dispose à pondre. Tandis qu'il achève d'exécuter les amples mouvements respiratoires dont on a parlé, on le saisit entre les doigts pour le déposer sur un plan horizontal. Si la manœuvre a été exécutée un peu trop tôt, l'Insecte s'agite, cherche à s'échapper et l'on attendrait en vain l'expulsion de l'œuf. Mais si le moment de l'intervention a été bien choisi, l'Insecte, au lieu de chercher à fuir demeure dans une immo-

bilité complète les pattes et l'abdomen tendus dans la position qui lui a été donnée; la ponte est sur le point d'avoir lieu. De fait, l'œuf ne tarde pas à apparaitre entre les valves qui s'entr'ouvrent légèrement et on le voit avancer par saccades suivant un rythme régulier. Aucun mouvement ne

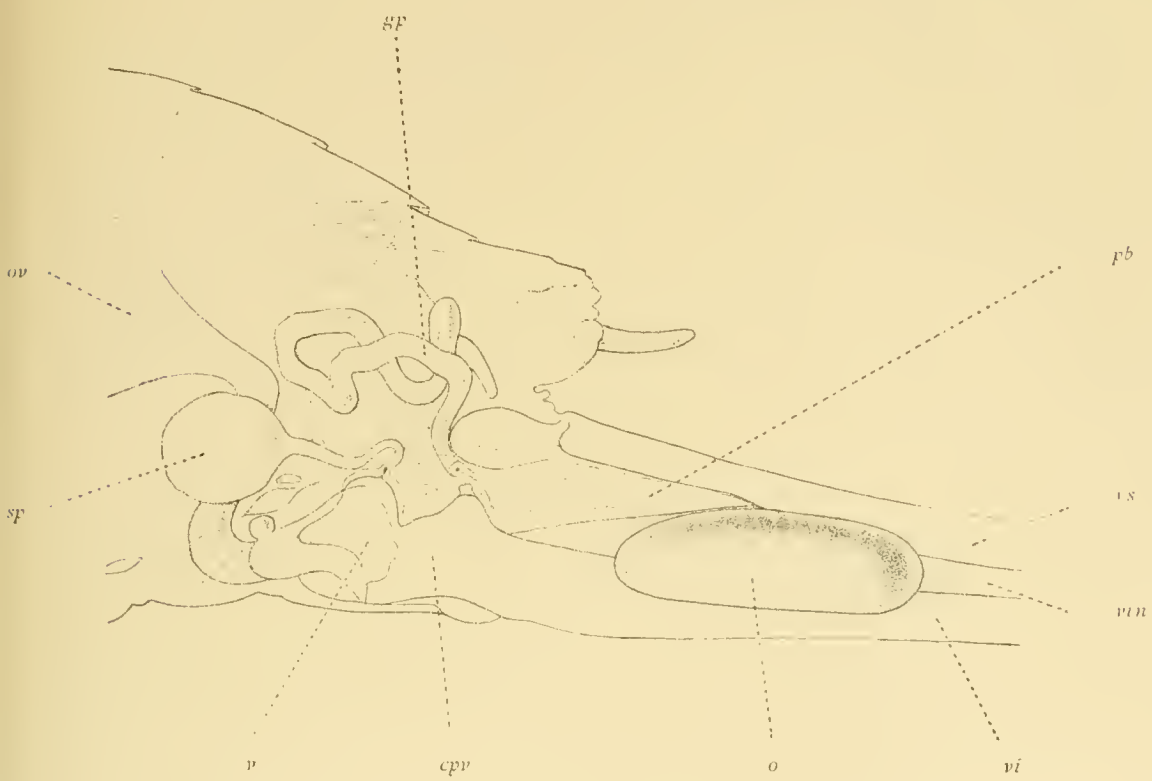



Fig. VIII. Section sagittale de l'extrémité abdominale du *Locusta viridissima*, ♀, montrant l'œuf parvenu au niveau de la bifurcation de la pièce interne et s'engageant entre les dents de la fourche. *cpv*, chambre périvulvaire; — *gp*, glande de l'ovipositeur; — *o*, œuf; — *ov*, ovaire; — *pb*, pièce basilaire impaire de la fourche; — *sp*, spermathèque; — *v*, vulve; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieure, interne, supérieure de l'ovipositeur. (Schématique.) (*)

s'observe, pendant ce temps, sur les pièces externes; les bandes noires de vernis y restent continues et s'il y a une sorte de frémissement général, il n'est nullement en rapport avec les déplacements de l'œuf; on ne peut le considérer que comme la répercussion, dans ces parties, des violentes secousses d'une musculature qui agit directement sur les organes voisins. Mais si l'on examine à la loupe la face interne de l'ovipositeur, on y constate l'existence de mouvements de va-et-vient des valvules internes dont

(*) Cette figure est uniquement destinée à montrer l'œuf en place entre les lames de l'ovipositeur. Au moment de la ponte, les œufs remplissent la cavité abdominale et refoulent tous les organes mobiles vers l'extrémité du corps.

le rythme est identique à celui de la marche de l'œuf. Les valvules internes sont donc bien l'organe propulseur.

Des seules données de l'anatomie, il serait déjà permis de déduire le synchronisme des mouvements de ces deux pièces; l'expérience suivante ne laissera aucun doute à ce sujet.

*2e Expérience.* — Le bout de l'ovipositeur d'un certain nombre de femelles est amputé d'un coup de ciseaux, de telle sorte que les valvules internes ne peuvent exécuter leur mouvement de va-et-vient qu'à la condition de faire saillie à l'extrémité de l'organe. Une fois la plaie cicatrisée, les Insectes recommencent à pondre et l'on peut renouveler l'expérience précédente. Effectivement, les valvules internes sortent et rentrent en même temps; leurs mouvements sont concordants.

Cette manière d'opérer, il faut l'avouer, n'est pas toujours couronnée de succès; les grains de sable agglutinés sur la plaie gênent bien souvent l'observation.

*3e Expérience.* — Une femelle quelconque, surprise également dans l'acte de la ponte, est déposée sur une surface horizontale; elle s'y tient immobile et comme frappée de stupeur. Si l'on examine à la loupe la base de l'ovipositeur, on voit un court moment de repos succéder au frémissement rapide décrit plus haut, et la pièce basilaire s'animer de glissements alternatifs longitudinaux. Ceux-ci sont assez lents, et ont l'étendue et la période des mouvements observés tout à l'heure, dans les valvules internes. Bientôt, sous la pression de l'œuf, les lames s'entrebâillent et celui-ci apparaît à la bifurcation des valvules; il prend part aux déplacements alternatifs de la pièce basilaire, sans cesser cependant de progresser lentement vers l'extrémité de l'ovipositeur. Peu à peu il se dégage de l'étreinte de cette pièce et bientôt fait saillie entre les branches de la fourche. Alors commence la période la plus caractéristique de la propulsion de l'œuf entre les valves.

A chaque mouvement de protraction de la pièce interne, l'œuf est poussé vers l'extrémité de l'ovipositeur; à chaque mouvement de rétraction, il est laissé en place; d'où il résulte que de simples mouvements alternatifs de faible étendue lui font parcourir finalement la longueur de l'ovipositeur.

Pour avoir la clef de ce mécanisme, il est nécessaire de recourir aux coupes.

La FIG. **104** en représente une pratiquée dans l'ovipositeur du *Locusta viridissima* au moment où l'œuf, complètement dégagé de la gouttière basi-

laire, est définitivement saisi par les deux dents de la fourche; la coupe intéresse l'œuf en plein.

Le tube conducteur de ce dernier est toujours formé par les valvules internes, *vin*, réduites ici à deux minces lanières qui prolongent la tige en gouttière, et par les valvules ventrales, *vi*; mais les valvules dorsales, *vs*, qui jusqu'ici n'avaient pris aucune part à la marche de l'œuf, sont désormais sur une large surface en contact avec lui.

Un fait attire tout d'abord l'attention : les particularités signalées plus haut dans l'examen de la région basilaire, se sont maintenues. Tandis que les lamelles dorsales, *vs*, sont renforcées sur les deux faces, les lamelles internes, *vin*, et les lamelles ventrales, *vi*, ont une paroi mince à l'intérieur. Cette circonstance, pour le remarquer en passant, montre bien que si les valvules internes sont à rapprocher des valvules supérieures au point de vue anatomique et morphologique, elles se rattachent, au contraire, aux valvules inférieures par le rôle physiologique.

Dans tous les cas, la faible épaisseur de leur paroi interne conserve à ce niveau la signification qui leur a été reconnue plus haut. La flexibilité qui en est la conséquence lui permet de prendre alternativement la forme concave très accentuée ou celle à concavité moins prononcée.

La pression sanguine dans la vaste lacune de la valvule, la force élastique des trachées suffisent à expliquer le passage à cette seconde forme; le retour à la première serait dû à l'élasticité de la cuticule et surtout à la pression exercée par l'œuf. Il semble difficile, en effet, d'attribuer autre chose qu'un rôle passif aux brides d'origine hypodermique qui, de distance en distance, unissent entre elles les deux parois des valvules, FIG. **34**, **39**, **44**, **60**, *t*; ces tractus interpariétaux servent tout au plus à limiter par leur résistance l'effet de la pression sanguine.

Si d'autre part on porte l'attention sur les valvules dorsales, FIG. **105**, *vs*, et sur leurs rapports avec les contours de l'œuf, on s'aperçoit que ces lamelles sont creusées d'un sillon longitudinal où les valvules internes peuvent, pour ainsi dire, se garer entièrement, à la seule condition que leur face interne passe à la forme concave et que toute la pièce pivote légèrement en dehors, autour du bourrelet d'articulation; la paroi des valvules dorsales, assez mince à cette hauteur, pourrait d'ailleurs, par une légère déformation, aider à l'effacement total des lamelles internes.

Inutile d'insister davantage sur les caractères anatomiques fondamentaux; ces simples remarques, combinées avec les données de l'observation

directe, permettent de se faire du mécanisme étudié une idée synthétique fort plausible.

Dans le mouvement de protraction de la fourche, les valvules internes sont gonflées par l'effet de la pression sanguine et peut-être aussi de la pression pneumatique de l'appareil trachéen. La conséquence de cet état est qu'elles s'appliquent sur les flancs de l'œuf qu'elles saisissent comme les mors d'un étau et entrainent dans leur mouvement. Les valvules dorsales, dilatées par le sang dans la mesure où le permet l'élasticité de leur paroi interne, exercent sur les lamelles de la fourche une pression qui rend leur adhérence à l'œuf plus parfaite, mais augmente aussi le frottement; c'est affaire à la musculature qui détermine la protraction, de triompher de cette résistance.

Dans le mouvement de rétraction qui succède, la face interne des lamelles de la fourche cède sous la pression de l'œuf, et la lamelle entière s'efface, en pivotant sur sa base, dans la concavité formée par la valvule dorsale. La conséquence de cet état physiologique est que l'œuf est maintenu en place par la pression purement mécanique de la saillie basilaire des valvules ventrales et par celle du bord supérieur des valvules dorsales, en attendant qu'il soit ressaisi par les branches de la fourche dans un nouveau mouvement de protraction.

Il est bon de faire remarquer que la partie de l'œuf directement en contact avec les parois des valvules est relativement restreinte. La FIG. 105 qui représente une coupe menée au niveau de l'appareil micropylaire de l'œuf, à une assez grande distance par conséquent de l'extrémité inférieure de ce dernier, montre, qu'à cette hauteur, les lamelles de la fourche ne touchent déjà plus la coque de l'œuf. Il ne faut pas oublier, cependant, les conditions dans lesquelles ont été faites les coupes; les deux lames de l'ovipositeur étaient écartées par suite de la présence de l'œuf; à l'état normal, les parois du trou de ponte les maintiendraient plus ou moins rapprochées.

Pour être complet, il faudrait dire un mot de certaines particularités anatomiques qui ne sont pas sans relation avec le rôle attribué aux diverses pièces. De ce nombre sont assurément les élégantes sculptures qui caractérisent le chorion de la plupart des Locustiens et les reliefs des faces internes des valvules. Ces derniers jouent le rôle des dents qui tapissent la face intérieure des mâchoires d'un étau; les aspérités du chorion, en s'engrenant avec elles, assurent l'adhérence.

BERLESE (82) va plus loin; il attribue aux denticules qui tapissent

l'intérieur des valvules la tâche d'immobiliser l'œuf au moment du retrait de la fourche, mais ne dit rien du rôle joué par la pression sanguine et par l'élasticité des trachées.

Il est certainement plus conforme à la vérité de donner, dans l'explication du mécanisme de la progression de l'œuf dans cette région de l'ovipositeur, la première place au sang, et de considérer comme secondaires la dentelure interne des valvules aussi bien que les aspérités du chorion. La raison en est simple; c'est que chez beaucoup d'Insectes ces deux derniers facteurs sont à peine représentés.

Il n'en reste pas moins vrai qu'une distinction est à faire entre les diverses régions du tronçon moyen de l'organe de ponte. Au niveau de la bifurcation des valvules internes, la paroi intérieure des lames est mince et flexible, la pression sanguine, et peut-être aussi la pression pneumatique des trachées, y ont probablement une action prédominante. Mais si peu qu'on s'éloigne de cette région, la constitution anatomique des diverses pièces se modifie. La paroi interne des valvules ventrales perd la première, en s'épaississant, son élasticité; puis c'est au tour des valvules internes et il n'est pas rare de voir celles-ci réduites à de simples baguettes rigides dans la dernière moitié de l'ovipositeur. Les FIG. 34 à 61, empruntées pour la plupart à cette région, en fournissent plus d'un exemple. Le cas le plus typique est celui du *Sathrophyllia rugosa*, FIG. 43 Le seul examen de la figure permet d'assurer que, dans cette espèce, l'action exercée par la double pression sanguine et pneumatique est nulle, tant sont grandes l'épaisseur des lames et la rigidité de leurs parois. Le rôle principal dans le mécanisme de la progression serait donc joué par les facteurs secondaires, à savoir la dentelure des lamelles et les aspérités du chorion; mais ici encore s'impose une remarque : dentelure et aspérités sont, dans cette espèce, réduites au minimum. A côté de ce cas, il est vrai, on pourrait en citer d'autres où une dentelure très prononcée des valvules, jointe à des aspérités très accentuées du chorion remédie au manque de souplesse des parois lamellaires; ainsi en est-il, par exemple, pour la plupart des *Gryllacrides*, FIG. 54 et 55.

Le nom de cette tribu, où l'ovipositeur affecte des dispositions anatomiques particulières, évoque naturellement le souvenir des autres Locustiens possédant des caractères spéciaux. Comment s'effectue, chez ces espèces, la progression de l'œuf dans le tronçon moyen de l'ovipositeur?

La tribu des *Phanéroptérides* offre à ce point de vue un intérêt nouveau à cause des particularités que présente chez elle la structure de la pièce

interne. On sait que la pièce basilaire y est très courte, et que les branches de la fourche y sont soudées sur une notable partie de leur longueur avec les valvules dorsales, FIG. 36.

Par bonheur, la faible épaisseur des lames permet de suppléer aux difficultés que présente pour l'observation les petites dimensions de l'organe; les mouvements de l'œuf sont visibles par transparence à travers les valves, au moins chez quelques espèces.

En réalité, tout se passe chez les *Phanéroptérides* comme chez les autres Locustiens. L'œuf du *Leptophyes punctatissima* avance par petites saccades entre les branches prolongées de la fourche et, après six ou sept petites secousses, il est parvenu à l'extrémité de l'organe. Le rythme, la rapidité de ces mouvements rappellent de tout point ce qui a été dit à propos des Insectes à grand ovipositeur et, comme chez eux, pendant toute la durée du fonctionnement de la fourche, les valvules externes demeurent complétement immobiles.

De cette observation découle une remarque portant sur la théorie générale du mécanisme de la progression : dans le tronc basilaire de l'ovipositeur normal, l'œuf chemine probablement par secousses comme dans le tronçon moyen. L'observation directe, rendue impossible chez les autres Locustiens par la présence de la tige en gouttière, est ici facilitée par la réduction excessive de cette pièce; elle permet de constater que la fourche est, dès le début de la ponte, l'organe propulseur de l'œuf.

Une autre remarque est suggérée par l'examen des coupes transversales de l'ovipositeur. Elle fournit une réponse de plus à la question soulevée précédemment à l'occasion de la ponte des *Phanéroptérides* sur le rôle possible des mandibules.

On a vu, FIG. 38, 63, que, chez le *Phaneroptera falcata*, la paroi interne des valvules dorsales était très épaisse, mais douée néanmoins d'une certaine flexibilité, grâce à la présence des deux bandes de chitine molle, *cm*, qui la rattachent aux bords supérieur et inférieur de la lamelle. Par ailleurs, l'assemblage des valvules internes avec les valvules ventrales offre ceci de spécial que les premières de ces pièces, FIG. 63, *vin*, ont leur bord inférieur terminé par un simple crochet au lieu d'une queue d'aronde, et qu'à ce crochet correspond sur les valvules ventrales, *vi*, non pas une mortaise, mais une gouttière largement ouverte du côté externe.

L'espace qui sépare les lamelles internes, *vin*, des lamelles dorsales, *vs*, est assez considérable pour permettre aux premières de se garer com-

plètement, en sortant de la gouttière, dans la cavité formée par la paroi intérieure des valvules supérieures.

Pour assurer le fonctionnement de la fourche, il est donc nécessaire que les valvules dorsales aient leurs parois distendues par la pression sanguine; or une seule région de leur enveloppe rigide est susceptible de se déplacer, celle qui est comprise entre les deux bandes de chitine molle, FIG. **38**, *vs*. Il est possible que l'intervention des mandibules soit requise pour assurer aux déplacements de la paroi interne des valvules supérieures un résultat efficace.

Quelle que soit la valeur de cette hypothèse, elle laisse cependant place à de nombreuses objections. Il existe une bande de chitine molle même dans les valvules ventrales du *Tylopsis liliifolia*, et les lamelles externes de l'*Odontura spinulicauda*, FIG. **37**, en sont dépourvues; la manœuvre de la ponte, aussi bien que la forme de l'ovipositeur, sont pourtant identiques de part et d'autre.

De plus, les *Phanéroptérides* saisissent l'ovipositeur entre leurs mandibules dès le début de la ponte, alors que les valvules internes n'ont encore aucun rôle à jouer, et, au moment du passage de l'œuf, l'organe est tellement engagé que l'écartement des lames est rendu impossible et le concours des pièces buccales à la fois impossible et inutile. En dehors du cas spécial où la ponte s'effectue à découvert, l'hypothèse proposée est donc insuffisante pour expliquer l'attitude des pondeuses.

Une autre tribu, celle des *Sténopelmatides*, présente également des particularités anatomiques intéressantes au point de vue de la progression de l'œuf. On sait que les valvules internes du *Dolichopoda Linderi* ont un peu plus des deux tiers de la longueur de l'ovipositeur. Ces dimensions suffisent à assurer à l'œuf le parcours du tronçon moyen, mais il est assez curieux de voir associée à cette anomalie une structure toute spéciale des valvules elles-mêmes, structure qui atteste l'importance de la pression sanguine dans le mécanisme de la ponte.

La FIG. **56**, on se le rappelle, donne l'image d'une section transversale de l'ovipositeur du *Dolichopoda Linderi*, menée par l'unique point d'articulation des valvules internes, *vin*, et ventrales, *vi*, avec les valvules dorsales, *vs*. Elle indique donc la structure des lamelles à une certaine distance de la bifurcation de la pièce basilaire. A la seule inspection de la figure, on peut dire que le rôle des lamelles dorsales dans la progression de l'œuf, vu l'épaisseur de leur paroi interne, doit être à peu près nul, tandis que l'am-

pleur et la faiblesse des parois des autres valvules inclinent à considérer ces pièces comme dépourvues de toute action sur l'œuf quand elles ne sont pas gonflées de sang.

La même observation pourrait être faite sur le compte du *Troglophilus neglectus*, à condition toutefois de ne l'appliquer qu'à la pièce basilaire; on sait, en effet, que les valvules internes sont très peu développées dans cette espèce, FIG. **59**. Ce fait rend l'explication du mécanisme de la ponte assez difficile. Il est certain que le fonctionnement de cette fourche rudimentaire est normal; on peut le déduire des données anatomiques. Il est logique, par ailleurs, de supposer à la brosse de poils raides qui garnit la face interne des valvules dorsales au niveau où s'arrête la fourche, le rôle passif d'immobiliser l'œuf jusqu'au moment où, soustrait à toute impulsion, il n'aura plus de contact qu'avec les valvules inférieures et les valvules dorsales, FIG. **61**. A part les déplacements alternatifs de ces pièces, il n'existe plus désormais pour l'œuf aucun moyen de progression, et tout donne à croire qu'il exécute cette dernière partie de son trajet de la même manière qu'il traverse le tronçon apical d'un ovipositeur quelconque. La question sera traitée plus loin d'une façon générale.

Avant d'en arriver là, il reste à éclaircir quelques points concernant à la fois l'anatomie et la physiologie de l'organe de ponte. Quels sont les pièces chitineuses et les muscles qui prennent part aux mouvements de la fourche? Ces mouvements sont-ils de nature réflexe, ou l'animal est-il libre de les provoquer et de les faire cesser à son gré?

Pour répondre à la première de ces deux questions, il est nécessaire de se remettre sous les yeux le schéma de l'armature génitale.

La FIG. **IX** donne, comme la FIG. **V**, une vue latérale des pièces chitineuses du côté droit de l'armature; ce qui n'intéressait pas directement le fonctionnement de la fourche a été négligé à dessein. La fourche, *vin*, a été mise en évidence par une demi-teinte.

On a vu que cette pièce était, comme l'indique le nom d'ailleurs, composée de deux parties : une partie basale impaire, une partie distale double.

La partie basale doit son origine à la soudure des deux valvules internes dont les bords supérieurs seuls se sont unis pour former une barre rigide, *bs*, articulée avec la base de l'apophyse médiane, *am*. Les bords inférieurs *bi*, ont gardé leur autonomie et, comme le montrent les FIG. **19** et **VI**, c'est individuellement qu'ils viennent s'arc-bouter contre la partie centrale de l'apophyse transverse, *at*. La fourche n'offre donc, par l'entremise de sa

base impaire, qu'un seul point d'articulation, celui de son bord supérieur, *bs*, avec l'apophyse médiane, *am* : il est indiqué sur la figure par un double trait, comme de coutume, et porte la lettre *i*. On sait d'autre part que l'apophyse médiane, *am*, est douée d'une certaine mobilité, grâce à son mode d'union avec les valvules supérieures ; elle s'articule, en effet, avec ces dernières par les deux extrémités de sa base bifide, FIG. **VI** et **IX**, *h*.

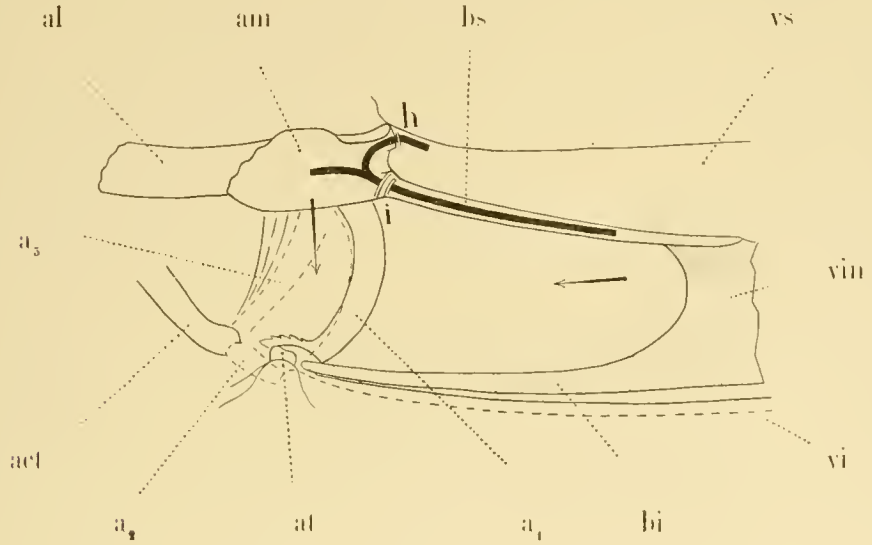



FIG. IX. *Locusta viridissima*, ♀. Vue latérale des pièces chitineuses formant le côté droit de l'armature génitale. $a_1$, $a_2$, $a_3$, apodèmes ; — *act*, acrotergite du neuvième segment ; — *al*, apophyse latérale droite ; — *am*, apophyse médiane ; — *at*, apophyse transverse ; — *bi*, bord inférieur de la valvule interne droite ; — *bs*, bord supérieur commun des valvules internes ; — *h*, point d'articulation de l'apophyse médiane avec la valvule dorsale, *vs* ; — *i*, point d'articulation de l'apophyse médiane avec le bord supérieur, *bs*, des valvules internes, *vin* ; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieure, interne et supérieure. (Schématique.)

Si l'apophyse est capable de se déplacer dans le sens latéral pour déterminer la protraction et la rétraction des valvules supérieures, elle peut également osciller dans le sens vertical en pivotant autour du point *h* et de son symétrique sur la valvule du côté opposé. Or tout déplacement de l'apophyse médiane, *am*, dans le sens vertical, aura pour conséquence forcée le déplacement du point *i*, c'est-à-dire, en définitive, une protraction ou une rétraction de la fourche.

Cette hypothèse est confirmée par les données de l'anatomie. Il existe, en effet, deux muscles, FIG. **23**, *s*, dont l'action combinée a pour résultante une traction dans le sens indiqué par la flèche verticale de la FIG. **IX**. La direction générale de ces faisceaux jumeaux n'est pas horizontale, mais obli-

que et leur traction individuelle s'exerce de haut en bas presque autant que de droite à gauche (1). Cette action dans le sens vertical, il est bon de le rappeler, est encore exagérée par la position que prend l'ovipositeur au moment de la ponte; l'apophyse médiane, *am*, tend à se redresser pour demeurer dans le prolongement des valvules.

Mais les muscles ε n'exercent pas seuls une action sur la pièce interne. La FIG. **23** indique deux autres faisceaux, κ et λ, de chaque côté de l'ovipositeur, qui sont à proprement parler les « muscles de la fourche ».

Les attaches en sont connues. Tous deux prennent insertion sur le bord externe de la fenêtre ovalaire d'une part, et, de l'autre, sur l'apodème, $a_1$. Le premier, κ, occupe presque toute la longueur de l'arc chitinisé et déborde sur la paroi valvulaire adjacente; le second, λ, concentre toutes ses fibres sur un seul point d'attache situé à l'extrémité inférieure du même arc.

La disposition de ces deux faisceaux en fait nécessairement des antagonistes des muscles ε; ils ramènent la fourche dans sa position de repos après chaque oscillation de l'apophyse médiane, *am*.

Il est probable, toutefois, que leur action ne se borne pas là. Si dans le cas du *Locusta viridissima*, FIG. **IX**, l'union au point *i* de l'apophyse médiane, *am*, et de la barre *bs*, est assez étroite pour ne laisser aux deux pièces qu'un jeu restreint, il n'en est pas de même chez toutes les espèces. L'articulation est parfois si mobile et si lâche que l'explication donnée pour rendre compte des mouvements de la fourche, devient insuffisante; l'étude de ces cas extrêmes suggère alors une hypothèse explicative nouvelle, mais facile à concilier avec la première.

La contraction des muscles κ et γ, dont la direction générale est indiquée par la flèche horizontale de la FIG. **IX** tend naturellement à rétracter la fourche. Dans ce mouvement, la barre chitinisée *bs*, qui est rigide, vient buter contre la base de l'apophyse médiane, *am*; celle-ci se relève en pivotant autour du point *h*, malgré la résistance que lui opposent les faisceaux musculaires ε. Pour le bord inférieur des valvules internes, représenté par un arc flexible, *bi*, il ne peut en être ainsi. Le faisceau λ

(1) Ce n'est pas sans raison que la FIG. **31** n'a pas été mentionnée à l'occasion des muscles en question. Elle est empruntée à un Insecte sacrifié aussitôt après la dernière mue. A cette époque, apophyses et faisceaux musculaires sont peu développés et la direction générale des faisceaux ε, en particulier, déjà légèrement oblique dans la FIG. **31**, est appelée à le devenir plus nettement encore quand l'apophyse médiane atteindra sa hauteur définitive.

rend impossible tout déplacement de l'apophyse transverse, *at*. Le résultat de la contraction de ce muscle sera donc d'exagérer encore la courbure des deux arcs, *bi*, qui, dès le premier instant du relâchement des fibres musculaires, se détendront comme deux ressorts en provoquant la protraction de la fourche. Il est clair que, dans ce mouvement, ils seront puissamment aidés par l'action des muscles ε sur l'apophyse médiane, *am*.

Comme on l'a dit, ces deux explications ne s'excluent pas; dans la première, la rétraction de la fourche, surtout passive, est due au relâchement des muscles ε; dans la seconde, au contraire, c'est la protraction qui est passive, et elle a pour cause principale la détente des faisceaux musculaires κ et λ.

Non seulement rien ne fait obstacle à la conciliation de ces deux hypothèses, mais de sérieuses raisons, tirées spécialement de la résistance opposée par la pression sanguine au fonctionnement de la fourche, inclinent à les associer; la rétraction de la pièce interne est l'œuvre des muscles κ et λ, sa protraction, celle des faisceaux ε, puissamment aidés dans leur action par l'élasticité des arcs *bi*.

Il est inutile désormais de chercher l'explication du mouvement signalé au début de la ponte à la base des valvules dorsales; la membrane triangulaire recouvre le pied de l'apophyse médiane et obéit aux déplacements de cette pièce. L'existence de contractions musculaires dans cette région dès l'entrée de l'œuf dans l'ovipositeur, laisse clairement entendre, une fois de plus que, même dans le tronçon basilaire, la fourche est l'organe propulseur de l'œuf.

Les mouvements de la pièce interne étant connus, il ne reste plus qu'à en spécifier la nature. Sont-ils libres ou faut-il y voir l'effet d'un réflexe?

On a dit plus haut que la contraction des muscles de la fourche était la seule explication plausible de l'écartement, minime, il est vrai, mais réel, que l'on observe parfois entre les deux lames de l'ovipositeur; cet écart a tous les caractères d'un acte facultatif. D'autre part l'expérience prouve que les mouvements de la fourche durant la ponte sont indépendants de l'Insecte.

Il est donc prudent de faire une distinction entre les deux cas. Quoi qu'il en soit du premier, dont l'explication, après tout, demeure toujours sujette à caution, il n'y a aucun doute pour le second; la contraction des muscles de la fourche pendant la ponte est sous l'empire d'une action réflexe.

De fait, si l'on se reporte aux expériences tentées pour établir le rôle de la pièce interne dans le mécanisme de la progression de l'œuf, on verra qu'il existe un moment précis avant lequel l'Insecte, dont on a retiré l'ovipositeur hors de terre, cherche à s'échapper sans achever sa ponte, et après lequel il demeure immobile sur une surface horizontale, tandis que s'effectue l'expulsion de l'œuf. L'explication de cette double attitude est simple. En retirant trop tôt l'ovipositeur hors de terre, on n'interrompt que les préliminaires de la ponte; l'Insecte est encore maître de ses actes et refuse de pondre par frayeur ou par dépit. Dans le second cas, la ponte proprement dite est déjà commencée, et l'œuf subit l'influence d'un mouvement réflexe qui, bon gré mal gré, lui fera parcourir toute la longueur de l'ovipositeur.

Il est d'ailleurs aisé de contrôler la valeur de cette explication. Si le va-et-vient de la fourche est un mouvement réflexe, il doit pouvoir se produire même après la mort apparente de l'Insecte, pourvu que les centres nerveux et spécialement le ganglion anal aient été respectés. De fait, si l'on ampute d'un coup de ciseaux l'extrémité abdominale d'une pondeuse et si, au moyen d'une pince, on introduit un œuf entre les lames, il parcourt la région moyenne de l'ovipositeur comme il le ferait dans des conditions ordinaires (1).

3. *Progression de l'œuf dans le tronçon apical.* — Dans les expériences rapportées ci-dessus, on constate qu'une fois l'œuf arrivé près du bout de l'ovipositeur, les valvules externes entrent en jeu et se déplacent par des glissements alternatifs des pièces droites contre celles de gauche. Sous l'action de ces déplacements, l'œuf franchit la dernière étape de son parcours et, au moins chez les grandes espèces dont il est question dans cette étude générale, est finalement projeté à distance comme le noyau de cerise qu'un écolier presse entre les doigts. Faut-il conclure de là qu'il existe un mode spécial de progression dans la région terminale de l'ovipositeur? Oui, peut-on dire, d'abord chez toutes les espèces dont les valvules internes n'atteignent pas la pointe de l'organe de ponte, comme le *Dolichopoda Linderi* et le *Troglophilus neglectus*, et l'expérience vient confirmer cette opinion. Quel-

(1) Cette expérience, il faut l'avouer, n'est pas toujours couronnée de succès; elle dépend de la résistance de l'Insecte, de l'état des ovaires et d'autres circonstances encore. Il est peut-être bon de rappeler ici une observation de Chopard, qui confirme ce que l'on vient de dire. Elle a trait au *Mantis religiosa*. L'auteur cite le cas d'une pondeuse qui vécut décapitée du 2 au 21 novembre et le 3 du même mois « construisit en 3 h. un oothèque parfaitement constitué, de forme absolument normale ». (Bull. Soc. Ent. de France, 1914, p. 48.)

ques-unes des pondeuses en observation avaient eu les valvules internes intentionnellement reséquées, tantôt un peu plus près, tantôt un peu plus loin de leur extrémité. Lorsque l'œuf atteignait le niveau de la cicatrice, on voyait les mouvements de va-et-vient de la fourche continuer quelques instants, puis le mouvement de glissement des lamelles externes se substituait au précédent pour achever la ponte.

Que ce mode de progression existe également chez les espèces à long ovipositeur dont les œufs sont déposés dans la terre, la chose est bien probable ; il est nécessaire, cependant, de faire à ce sujet quelques restrictions.

Les expériences que l'on peut tenter sur ces espèces pour élucider ce point de physiologie, sont peu concluantes, parce qu'elles portent sur un organe placé en dehors des conditions normales. Dans le cas ordinaire, le tronçon apical de l'ovipositeur est fortement comprimé entre les parois du trou de ponte, ce qui permet à la fourche de continuer à exercer son action, et tout porte à croire que cette action se continue longtemps et d'une façon efficace.

A défaut d'observations directes sur les espèces qui pondent dans le sol, en voici une concernant le *Xiphidium dorsale*, dont les œufs sont déposés dans les plantes.

Si l'on considère attentivement la FIG. **VII**, on remarquera que l'œuf de cet Insecte est enfoncé dans la tige du jonc, à une profondeur à laquelle la pointe de l'ovipositeur est incapable d'atteindre. La coque mesure, en effet, plus des deux tiers de la longueur de l'organe de ponte et celui-ci, au moment où s'effectue la ponte, FIG. **III**, est loin d'être engagé à fond dans l'intérieur de la tige.

Donc, pour s'enfoncer à cette profondeur, l'œuf a dû dépasser l'extrémité de l'ovipositeur de la moitié de sa propre longueur environ soit de 2,5 mm à 3 mm ; il semble bien difficile d'expliquer cette pénétration dans un milieu résistant comme le parenchyme médullaire sans l'intervention de la pièce interne.

L'influence de la compression latérale des valvules sur le fonctionnement prolongé de la fourche peut d'ailleurs être confirmée par une expérience qui sera comme la contre-épreuve de l'observation directe.

On a parlé plus haut du phénomène de balistique qui projette à distance l'œuf quand il atteint l'extrémité des valves. C'est un fait d'expérience, mais outre qu'il ne peut se produire dans l'intérieur du sol ni, à fortiori, dans les tissus d'une plante, il est bon de noter qu'il exige, pour avoir lieu,

que l'ovipositeur soit sensiblement cylindrique ou fortement chitinisé. Chez les espèces à organe peu résistant ou fortement comprimé, le phénomène ne se produit pas. A peine l'œuf a-t-il dépassé de son extrémité céphalique le milieu de l'ovipositeur, que l'on voit les lames s'écarter brusquement, se plier dans leur région moyenne et s'infléchir à l'extérieur. L'œuf, à partir de ce moment, reste en place, ainsi que l'a parfaitement remarqué Bertkau (75), sans en donner l'explication, chez le *Meconema varium* et le *Leptophyes punctatissima* et, cela soit dit en passant, il suffit d'avoir assisté aux efforts que fait l'Insecte, le *Xiphidium dorsale*, entre autres, dans le but de s'en débarrasser, pour être persuadé que l'écartement facultatif des valves est impossible; il faudra, pour dégager l'œuf, l'intervention des mandibules.

On peut conclure de cet ensemble d'observations que, dans les conditions ordinaires, l'œuf obéit aux impulsions de la fourche jusqu'à l'extrémité des valvules internes, et que les déplacements alternatifs des lamelles observés durant la dernière phase de la ponte, ont pour but principal de laisser l'œuf en place en le faisant sortir des lames.

Ce mouvement, cela va sans dire, se fait au gré de l'animal, et son explication anatomico-physiologique se confond avec celle de l'enfoncement de l'ovipositeur dans la terre ou dans les végétaux.

La ponte terminée, il ne reste plus à l'Insecte qu'à extraire l'ovipositeur de la terre ou de la tige dans laquelle il a été enfoncé.

Chez les Locustiens qui pondent dans le sol, le mouvement de retrait est exactement calqué sur celui de l'introduction. Au lieu de retirer brusquement et tout d'une pièce sa tarière hors de la terre, la pondeuse la dégage par de petits déplacements imprimés successivement, et suivant un rythme déterminé, à ses diverses pièces.

Tantôt elle la retire d'un tiers et la repique aussitôt dans le même trou; tantôt, au contraire, elle la dégage complètement. S'arc-boutant alors sur ses pattes postérieures, elle donne d'ordinaire quelques coups de pioche dans le voisinage du trou de ponte au moyen de sa tarière, ou bien, ramenant celle-ci sous l'abdomen, elle l'étend ensuite brusquement et ratisse ainsi à plusieurs reprises la surface du terrain qu'elle vient de perforer. Quand toute trace de ponte a disparu, la pondeuse quitte la place et se met en quête d'un autre endroit favorable.

Ce manège final semble commun à tous les grands Locustiens déposant leurs œufs dans la terre. Fischer (53) le mentionne d'une façon générale. Fabre (96) l'a observé chez le *Decticus albifrons*; Bérenguier (05, 08) chez le *Saga serrata* et le *Locusta viridissima*.

Par contre, ce dernier auteur nous dit que, la ponte achevée, l'*Isophya pyrenæa* quitte la place - sans autres soins, de telle sorte que l'extrémité de chaque œuf est presque visible - (07, p. 10). Cette incurie de la part de l'Insecte est sans doute exceptionnelle, car l'*Orphania denticauda*, dont les mœurs rappellent de si près celles des *Isophya*, donne, comme les autres Locustiens, plusieurs coups de pioche, d'abord tout près du trou de ponte, puis de plus en plus loin et, pour finir, ratisse grossièrement la surface du sol.

Chez les Insectes qui pondent dans les végétaux, le retrait de l'ovipositeur ne semble pas se faire avec la même uniformité.

Les quatre valvules du *Thamnotrizon cinereus* fonctionnent dans le dégagement de l'ovipositeur comme dans son enfoncement; mais il n'en est pas de même pour le *Leptophyes punctatissima*. Il faut dire que l'ovipositeur de cette espèce est si court que le trajet de l'œuf dans le tronçon apical de l'organe se confond avec le retrait de la tarière; l'extrémité supérieure de l'œuf affleure souvent la surface de la tige.

Quoi qu'il en soit, voici ce que l'on observe. La ponte effectuée, les deux lames commencent à glisser l'une sur l'autre, comme si elles ne se composaient chacune que d'une seule pièce. En y regardant de plus près, on s'aperçoit que leur rétraction diffère sensiblement de leur protraction. Quand les valvules du côté droit s'enfoncent, celles du côté gauche se retirent, mais à tour de rôle, la dorsale d'abord, puis la ventrale. Aussitôt rétractées, valvule dorsale et valvule ventrale s'unissent pour effectuer ensemble leur mouvement de protraction, pendant lequel a lieu la rétraction successive, et dans l'ordre précédemment indiqué, des valvules du côté opposé. Peu à peu, les mouvements diminuent d'amplitude et quand ils cessent, l'ovipositeur est complètement sorti de terre, l'œuf définitivement fixé à sa place.

On peut comparer cette manœuvre à celle que ferait un enfant pour enlever d'un édifice de sable les planchettes qui ont servi à le construire. Au lieu de les retirer brusquement et toutes à la fois, au risque d'entraîner avec elles le sable qui y adhère et de démolir ainsi l'édifice laborieusement construit, il les retire une à une. Le retrait brutal des valvules d'un même côté entraînerait l'œuf, celui d'une valvule à la fois a pour effet de le laisser en place.

Dans ce mouvement de va-et-vient des lamelles, la dentelure interne de l'ovipositeur, les aspérités du chorion de l'œuf jouent probablement un

rôle important. Ces obstacles, qui s'opposaient tout à l'heure à tout retour de l'œuf en arrière et déterminaient sa progression, rendent, maintenant que l'œuf est immobile, la rétraction des valvules plus aisée que leur protraction.

## Chapitre III.

## L'œuf.

Le moment est arrivé d'examiner le résultat de la ponte afin de pouvoir répondre d'une façon précise à ces deux questions : Les œufs sont-ils pondus en tas ou isolément? Sont-ils protégés et de quelle manière?

### § I. Évaluation de la ponte.

#### A. Revue bibliographique.

On a mentionné la figure de Rösel représentant la femelle des *Decticus verrucivorus* déposant sept ou huit œufs au fond d'un puits par le simple écartement des valves.

Brullé (36) et Burmeister (38) n'ont fait, semble-t-il, qu'interpréter cette figure, et ce dernier dit expressément que les œufs des *Decticus* sont déposés peu à peu par groupes de six ou huit dans un sol poreux dont l'Insecte utilise les trous préexistants. Serville (39) et Ratzeburg (39) émettent la même opinion.

D'après Castelnau (40), un seul œuf tomberait « dans la fente pratiquée auparavant dans la terre pour le recevoir » (p. 20).

Fischer (53) est plus explicite encore et dit, en parlant de la ponte des Locustiens en général : « pro singulo ovo ovipositorem denuo immittunt » (p. 44).

Les détails donnés par Riley (74), sur la ponte du *Microcentrus retinervis*, ont une valeur toute spéciale, puisque cette espèce dépose ses œufs à l'extérieur des rameaux et rend ainsi l'observation aussi aisée que possible. Le talent descriptif de l'auteur permet de réaliser de nouveau toute la scène. Après avoir représenté l'Insecte sur le point de pondre, l'abdomen recourbé et l'ovipositeur entre les mandibules, Riley poursuit, en parlant de l'ovipositeur : « It is then worked slightly up and down for from four to six

minutes — all the time guided by the jaws — while a shiny viscid fluid is given out apparently from the ovipositor. Finally after a few seconds rest or suspension of this work, the egg gradually rises, and, as it passes between the ovipositor, turns so that the one end appears almost simultaneously, from between the convexe edge, with the other from the lower tip op the blades. The egg adheres to the roughened bark in a oblique position..... After the egg is placed the abdomen is straightened out and the insect rests for a few moments, soon, however, to resume her efforts and repeat the like performance, in every particular, except that the second egg is placed on the opposite side of the twig and a little above the first one. The third egg is pushed in between the top of the first one and the twig, the fourth between the top of the second, and soon, one each side, alternately. Thus there eggs are not laid, as we might naturally imply one over the other, but rather, one under the other.... » (p. 157).

La femelle du *Scudderia furcata* « occasionnally deposits two or three eggs in succession, but as a rule, after one is placed, she releases the leaf and betakes herself to eating » (p. 165).

En disant que « les valves s'écartent et laissent tomber les œufs un à un », Girard (76, p. 167) laisse bien entendre que plusieurs œufs sont déposés dans le même trou.

L'examen de l'écorce où a pondu un *Meconema varium* amène Bertkau (75) à la conclusion suivante : « Da ich übrigens nie ein schon abgelegtes Ei fand, so ist es wohl sicher, dass wenigstens *Meconema varium* an derselben Stellen nur ein Ei ablegt, verschieden hier in von *Decticus verrucivorus* wie die häufig copirte Abbildung Roesels zeigt, verschiedener auch von einer *Locusta viridissima*, die in meiner Zimmer in einer Nacht einen grossen Eiersegen zwischen die Vorhänge und auf den Fussboden ausgeschüttet hatte » (p. 242).

H. Fabre (98) fournit des indications précises sur la ponte de plusieurs Insectes. « Quand tout est fini, dit-il, je fouille les silos du Dectique. Pas de paquets à gaine écumeuse comme en fournit l'Acridien, pas de loges non plus. Les œufs sont isolés sans protection aucune. J'en cueille une soixantaine pour le total d'une seule mère....

Même isolement pour ceux du Dectique gris, colorés de noir; pour ceux de l'Ephippigère des vignes teintés de cendré; pour ceux de l'Analote des alpes, d'un pâle lilas. Ceux de la Sauterelle verte, d'un brun olivâtre très foncé et au nombre d'une soixantaine encore comme pour le Dectique

à front blanc, sont tantôt isolés, tantôt agglutinés par petits groupes » (VI^e Série, p. 171).

Brunner (82) admet que les œufs sont pondus isolément.

D'après Boutan (88), la femelle de l'*Ephippigera rugosicollis* « insinue un œuf dans l'intérieur de la moelle de certains végétaux » (p. 412); un croquis de l'auteur représente une branche ouverte par une incision longitudinale et contenant deux œufs.

Wheeler ($90_a$) a observé un *Xiphidium ensiferum*; « after depositing an egg, .... slowly withdrew the organ in order to recommence the same operation » (p. 223).

On a cité la phrase de Xambeu (03), où il est dit que les valves de l'*Ephippigera vitium* « s'ouvrent pour laisser glisser les œufs l'un après l'autre » (p. 125).

L'*Orchelimum glaberrimum*, d'après Hancock (04), dépose ses œufs un à un dans la tige des plantes.

Ceux du *Peranabrus scabricollis* passent dans l'ovipositeur « one at time » dit Snodgrass (05).

Décrivant la ponte du *Dasyscelus normalis* dans une tige, Brèthes (05) dit expressément : « el oviscapto debe entrar nuevamente en la madera para cada huevo » (p. 71).

Bérenguier (05) n'est pas moins affirmatif en parlant du *Saga serrata*. « Chaque fois, dit cet auteur, l'oviscapte, tout en redescendant par le même orifice, dépose chaque nouvel œuf à distance des premiers pondus, sans l'y faire toucher. Après six ou sept œufs ainsi déposés, plantés en quelque sorte verticalement à côté les uns des autres, sans qu'ils se touchent, la tarière ressort définitivement de terre » (p. 150).

Même remarque au sujet de l'*Isophya pyrenæa* (07); l'Insecte dépose successivement cinq à six œufs les uns à côté des autres en dégageant son oviscapte après chaque opération. « La ponte s'effectue à plusieurs reprises (trois ou quatre fois dans les vingt-quatre heures) et dure jusqu'à la mort de la femelle, c'est-à-dire environ 40 à 50 jours. On peut évaluer le nombre des œufs pondus de 150 à 200 en moyenne » (p. 10).

Pour ce qui est de la Locuste (08), elle « pond assez rapidement cinq à six œufs placés à distance les uns des autres, puis fore un autre trou voisin. Au bout de trois ou quatre séries, elle s'arrête ayant momentanément épuisé les œufs parvenus à maturité » (p. 10). L'auteur évalue à 150 le nombre des œufs pondus par cet Insecte.

De Peyerimhoff (08) s'exprime en ces termes au sujet de l'*Ephippigera confusa*, dont la ponte s'effectue dans la moelle de diverses tiges : « Dès l'œuf pondu, l'*Ephippiger* retire sa tarière pour la replonger presque immédiatement dans le même trou. L'opération se renouvelle deux ou trois fois; après quoi l'animal cherche un nouvel emplacement pour effectuer une autre série de pontes » (p. 509).

Quant au *Locusta viridissima*, dit Tümpel (08), „ mit dem langen, säbelförmigen Legenstachel bohrt es in weiche Erdstellen und legt je ein Ei, jedesmal den Legenstachel heraus ziehend, und für jedes Ei durch einen Stich eine neue Bergungstelle zu schaffen " (p. 187).

### B. Données de l'observation.

On voit, d'après ce qui précède, que d'une façon générale les auteurs s'accordent au sujet des Locustiens dont les œufs sont pondus dans les végétaux; ces Insectes déposent leurs œufs un à un. Les observations personnelles faites sur les espèces suivantes : *Phaneroptera quadripunctata*, *Leptophyes punctatissima*, *Meconema varium*, *Xiphidium dorsale*, *Thamnotrizon cinereus*, aboutissent à la même conclusion.

La question des œufs pondus en tas ne se pose donc que pour les Locustiens effectuant leur ponte dans la terre. Castelnau, Fischer, Brunner, Bérenguier, Tümpel, à l'encontre des auteurs plus anciens, assimilent cette seconde catégorie d'Insectes à la première, et les faits semblent leur donner raison.

Si l'idée d'un puits, ou préexistant, ou foré par l'animal lui-même, est contraire à toutes les données de l'observation, il n'est pas aussi évident au premier aspect qu'il n'y ait qu'un œuf de pondu chaque fois que l'ovipositeur est introduit dans la terre, et il n'est pas rare d'en trouver deux en fouillant le sol que vient de visiter une pondeuse.

Ce mode de recherche, toutefois, ne saurait conduire à une conclusion sûre; les œufs s'accumulent rapidement dans la mince couche de terre qui tapisse le fond d'une cage, et il est facile d'amener au jour, avec l'œuf qui vient d'être déposé, celui d'une ponte antérieure.

On peut acquérir des renseignements déjà plus précis dans quelques cas particuliers, par exemple en amenant un Insecte à pondre contre la paroi d'une cage vitrée. Cette expérience, tentée pour le *Conocephalus mandibularis*, a donné d'excellents résultats. Les œufs, en grand nombre, étaient alignés verticalement dans le sable qui portait encore les traces des

coups de sonde; il était visible à l'examen de la ponte qu'un seul œuf avait été pondu à la fois.

Mais rien n'est plus concluant à cet égard que les expériences dont il a été question plus haut, dans lesquelles l'Insecte est amené à pondre à découvert, sur une lame de verre. Il est curieux de constater qu'aussitôt après l'expulsion de chaque œuf, la série des actes décrits ci-dessus se succède avec l'invariable et aveugle nécessité de l'instinct, la bête retirant méthodiquement son ovipositeur comme elle ferait s'il était réellement enfoncé dans une couche de terre, et cherchant aussitôt à l'enfoncer à nouveau à côté du trou fictif d'où il vient de sortir.

Combien d'œufs sont ainsi pondus sans discontinuer? Ce nombre dépend évidemment de l'état actuel des ovaires, et il est clair que la vie en captivité doit exercer une influence nuisible sur le développement des œufs.

Tout ce que l'on peut dire de plus général, c'est que l'époque de la ponte se prolonge durant plusieurs jours pour un même individu, avec des interruptions plus ou moins considérables, durant lesquelles l'Insecte mange avec plus d'avidité que de coutume. Puis toute activité cesse et la mort survient, même en présence d'une nourriture convenable, bien avant que le contenu des ovaires soit épuisé. Cette particularité n'avait pas échappé à Bérenguier (05), car il dit en parlant du *Saga serrata* : « La moyenne des œufs pondus en captivité s'élevait à une vingtaine, mais après la mort des femelles j'ai toujours trouvé dans leur abdomen de 10 à 15 œufs prêts à être pondus (ce qui m'a prouvé en passant, que je ne me rapprochais pas encore assez dans mon élevage des conditions naturelles essentielles à la vie de mes captives, puisqu'elles mouraient avant la fin de la ponte), en revanche, les ovaires des femelles mortes ne contenaient plus d'œufs en voie de formation » (p. 150). Horton et Pemberton (15) font sur le même sujet une remarque suggestive. Après avoir évalué à 175 environ le nombre des œufs pondus par un *Scudderia furcata*, et à un maximum de 123 celui déposé par le *Microcentrum rhombifolium*, ils ajoutent, en parlant du premier de ces deux Insectes : « Females which have ceased to oviposit in winter may be induced to begin again by placing them in a artificially warmed atmosphere » (p. 13). Cette observation laisse soupçonner l'influence que peuvent exercer les conditions extérieures sur la fécondité des pondeuses.

## II. Protection de l'œuf. — Rôle des glandes annexes.

A part quelques cas exceptionnels tels que ceux du *Microcentrus retinervis* signalé par RILEY (74), du *Barbitistes constrictus* mentionné par TORKA (09), et du *Microcentrum rhombifolium* décrit par HORTON et PEMBERTON (15), les Locustiens dissimulent leurs œufs, sinon complètement, du moins en partie. On se rappelle la remarque faite par BÉRENGUIER (07), au sujet de l'*Isophya pyrenæa*, dont la ponte est si peu enfoncée dans le sol que l'extrémité de chaque œuf est presque visible. Le fait paraît si étrange à l'auteur qu'il sent le besoin d'en donner une explication, « En liberté, dit-il, les œufs doivent être pondus au milieu du réseau des racines de graminées et se trouvent ainsi mieux protégés » (p. 10). En réalité, cette explication n'est pas nécessaire ; BRÈTHES (05) a montré les œufs du *Dasyscelus normalis* disposés en série le long d'une tige et laissant à découvert toute leur extrémité céphalique ; la ponte du *Cleandrus neriifolius*, du *Sathrophyllia rugosa*, du *Phyllominus nodulosus* offre, selon toute vraisemblance, une disposition analogue.

Il n'en est pas moins vrai que cette dissimulation partielle de la ponte est encore une exception, si l'on compare le petit nombre d'espèces mentionnées à celui des représentants de la famille des Locustiens, dont la grande majorité fait preuve d'un instinct remarquable lorsqu'il s'agit de faire disparaître toutes les traces de la ponte.

Envisagée sous cet aspect, la question de la protection de l'œuf n'aurait donc qu'un intérêt médiocre ; elle prend une tout autre importance si l'on y rattache l'étude physiologique des glandes annexes de l'appareil génital. Le produit de sécrétion de ces glandes est-il destiné à enduire les œufs d'un vernis protecteur ou encore à les agglutiner en une seule masse dans le milieu où ils ont été déposés ? Tel est le problème que se sont posé un certain nombre d'entomologistes et dont la solution fera l'objet des pages suivantes.

### A. Revue bibliographique.

DE SIEBOLD et STANNIUS (49) ont été des premiers à émettre une opinion sur le rôle probable de la glande accessoire, et FISCHER (53), quelques années plus tard, invoquera leur témoignage pour appuyer son avis personnel sur le même sujet : « *Meconema varium*, dit-il, *Xiphidium fuscum*, etc.... hoc tubulo carent, cujus secretum, teste DE SIEBOLD, ovis inter depositionem humore glutinoso obducendis inservit » !

Riley (74) signale la présence, au cours de la ponte du *Microcentrus retinervis*, d'un « shiny viscid fluid », qui « is given out apparently from the ovipositor » (p. 137). Ce liquide visqueux sert à la fixation des œufs. Même remarque au sujet du *Scudderia furcata* : As the egg leaves the ovipositor the latter is gradually withdrawn, while the egg remains in the leaf, retained in its place, probably by a viscid fluid that is exuded with it » (p. 165).

Girard (76) donne la traduction de la phrase de Fischer citée précédemment. Fénard (96) reprend les idées de de Siebold et cherche à en contrôler la valeur par l'expérience. Le « *boyau oviductal* », dit-il, se développe surtout aux approches de la ponte, ce qui donne à penser qu'il fournit une sorte de glu pour enduire les œufs. J'ai maintes fois essayé de faire pondre des Locustes dans du sable fin et laissé sécher lentement; les grains de sable restaient fortement adhérents aux œufs. Il n'en était pas de même si, prenant les œufs mûrs dans les calices ovariques, je les roulais dans le même sable; dans ce cas, le gravier adhérait moins fortement aux œufs » (p. 81).

On a cité plus haut le passage de Fabre (98) concernant la ponte de certains Locustiens; il suffira de rappeler l'affirmation suivante suggérée par des observations faites sur le Dectique à front blanc : « Les œufs sont isolés sans protection aucune » (p. 170). L'auteur est moins catégorique au sujet du *Locusta viridissima*, dont les œufs sont « tantôt isolés, tantôt agglutinés par petits groupes » (p. 171).

Henneguy (04) ne fait pas mention spéciale des Locustiens; il se contente de parler en général de la substance sécrétée par les glandes annexes et dit qu'elle « entoure les œufs comme d'un vernis et sert souvent à les fixer sur les objets où ils sont pondus » (p. 171).

On trouve un élément précieux pour la solution du problème physiologique en question dans les observations de Bérenguier (07) relatives à l'*Isophya pyrenæa* : voici le passage auquel il est fait allusion : « Durant leur mouvement de croisement alternatif, les lames légèrement écartées, sécrètent une mucosité très limpide et assez abondante pour humecter les parois de la cavité creusée. Le terreau ainsi humidifié est d'abord en quelque sorte gâché par les valves de l'oviscapte et passe à l'état de mortier assez fluide puis l'oviscapte remonte à fleur de terre; l'œuf se montre engagé entre les valves légèrement écartées, on le voit ainsi descendre peu à peu dans l'oviscapte; arrivé près de l'extrémité, il est saisi plus étroitement et légèrement enfoncé dans la bouillie terreuse. Sa pointe supérieure affleure

presque le niveau du sol avoisinant; l'oviscapte s'est dégagé pour s'enfoncer de nouveau près de l'œuf et reprendre son opération de gâchage, puis déposer un second œuf à proximité du premier, auquel il est agglutiné par le mucus et le terreau » (p. 9).

Intrigué par la nouveauté du spectacle, l'auteur fait une dissection de l'Insecte et, rencontrant la glande annexe dont il semble ignorer l'existence chez la plupart des Locustiens, il se demande si cette glande n'est pas « l'organe sécréteur de la mucosité qui lubrifie l'oviscapte durant la ponte et aide à l'agglutination de la terre autour des œufs » (p. 11)?

Berlese (09) revient, sans y insister d'ailleurs, à l'idée formulée par Henneguy : « Per la maggior parte degli altri Insetti (l'auteur a fait mention dans la phrase précédente des Mantides et des Blattides) si retiene che queste ghiandole segreghino la speciale sostanza appiccicaticcia destinata ad agglutinar le uova negli ambienti in cui sono disposte, ecc... » (p. 874).

Torka (09) dit du *Barbitistes Ocskayi* : « Als die Legeröhre dann ziemlich tief eingedrungen war, legte dieses Weibchen in kurzen Längsreihen die Eier ab und verklebte sie mit einem Schleim » (p. 219).

Cholodkovsky (18) hésite à se prononcer et laisse entrevoir pour la glande annexe plusieurs fonctions possibles : « Dans la cavité de la glande, dit-il, se trouve une sécrétion épaisse et homogène dont j'ai peine à déterminer la destination. Selon toute probabilité elle sert à envelopper et à agglutiner les œufs pondus. Il se peut qu'elle contribue aussi à la formation de la spermatodose, se mêle au sperme lors de la fécondation et forme l'un des feuillets de la paroi de la spermatodose. Mais à cette destination s'oppose le fait que cette glande a le même développement chez les Locustides dont le réceptacle séminal possède une spermatodose, que chez ceux où la spermatodose n'existe pas » (p. 12).

### B. Données de l'observation.

La glande annexe de l'ovipositeur aurait, si l'on résume les données précédentes, quatre fonctions possibles. Elle servirait : 1) à nourrir le sperme et à le diluer au moment de la fécondation; 2) à former la spermatodose; 3) à enduire les œufs d'un vernis et à les fixer sur les objets; 4) à lubrifier l'ovipositeur au moment de la ponte. Il ne sera pas inutile de faire quelques remarques au sujet de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Au dire de quelques auteurs, le produit sécrété par la glande annexe de l'ovipositeur servirait donc à l'entretien du sperme et, en le diluant, faci-

literait la fécondation. De prime abord, cette explication a pour elle la vraisemblance. On sait que le spermatophore, si toutefois on peut employer ce terme pour désigner la vésicule blanchâtre des Locustiens (1), demeure pendant plusieurs heures, voire même quelquefois pendant plusieurs jours, fixé à la base de l'ovipositeur. S'il est vrai que l'ascension du sperme est due au mouvement propre des spermatozoïdes combiné avec un phénomène de chimiotactisme, on comprend que l'apport, en temps opportun, d'un liquide supplémentaire puisse être d'une réelle utilité, et faciliter l'entrée de l'élément mâle dans la spermathèque en le rendant plus fluide. Il est également admissible que le contenu d'une glande fournisse au sperme la nourriture qui lui est nécessaire pendant toute la durée de son séjour dans le réservoir séminal. Il est bon de faire remarquer, toutefois, que l'accouplement suit de très près la dernière mue des Locustiens, de huit ou dix jours environ, et qu'à cette date la glande annexe n'est pas encore en pleine activité. Les glandes hypodermiques, si nombreuses dans les parois de la chambre périvulvaire, sont au contraire, dès cette époque, en état de fournir au sperme des éléments nutritifs en abondance, et au besoin de le diluer.

Quant au rôle que l'on serait tenté d'attribuer à la glande annexe dans la fécondation même de l'œuf, il paraît moins fondé; l'œuf est fécondé au moment de son passage devant le débouché de la spermathèque, et un intervalle considérable sépare ce dernier de l'ouverture de la glande de l'ovipositeur.

Il n'y a rien à dire sur la contribution possible du contenu de cet appendice glandulaire à la formation de la spermatodose; cette contribution a été mise en doute par Cholodkovsky lui-même et soulève d'ailleurs la même objection que la fécondation de l'œuf; les deux organes sont trop éloignés l'un de l'autre pour se prêter un concours vraiment utile.

La troisième hypothèse, par contre, semble plus voisine des faits. Il est indéniable que plusieurs Locustiens fixent leur ponte au support. On connaît le cas du *Meconema varium*, celui des *Microcentrum* et du *Barbitistes Ocskayi*. Il est nécessaire cependant de faire une mise au point. L'œuf peut

(1) Pour remplacer le terme impropre de spermatophore, Cholodkovsky (11) a proposé celui de « spermatophragme ». Voici comment l'auteur conclut son travail sur les organes sexuels des Locustiens : « Die nach der Begattung am Grunde der Legescheide hangenbleibende schaumige Masse ist ebenfalls keine Spermatophore; sie stammt von den langen mannlichen Anhangsdrüsen, dient zur temporaren Verstopfung der weiblichen Genitalöffnung nach der eingetretenen Begattung und wird deshalb vom Verfasser mit dem Namen *Spermatophragma* bezeichnet. » (p. 16, résumé des conclusions.)

être fixé par une couche collante qui lui est propre et n'a rien à voir avec les glandes annexes; il en est ainsi pour le *Meconema varium* en particulier. Or on ne rencontre pas de glande impaire chez cet Insecte et cette particularité vient confirmer l'opinion qui tend à faire de cet organe un appareil protecteur de l'œuf; si le *Meconema varium* n'a pas de glande annexe, c'est peut-être parce que ses œufs sont revêtus d'une couche collante.

D'autre part, l'œuf des *Phanéroptérides* possède un chorion banal, et l'existence d'une sécrétion spéciale de la glande annexe au moment de la ponte ne peut être mise en doute.

Bérenguier (07) a signalé la « mucosité très limpide et assez abondante » sécrétée pendant la ponte de l'*Isophya pyrenæa* et utilisée ensuite par l'Insecte pour la fabrication d'une sorte de mortier dans lequel il enfonce ses œufs; plusieurs observations personnelles viennent confirmer ces indications.

En déterrant les œufs de l'*Orphania denticauda*, dont la ponte est l'exacte reproduction de celle des *Isophya*, on s'aperçoit qu'ils forment une seule masse et font corps avec une couche de terre agglutinée par un liquide qui donne à l'ensemble une grande consistance.

Le fait n'est pas spécial aux espèces déposant leurs œufs dans la terre. L'œuf du *Phaneroptera quadripunctata* est collé au limbe des feuilles dans l'épaisseur desquelles il a été pondu, et celui du *Leptophyes punctatissima* est enduit, au moment de la ponte, d'un liquide visqueux parfois très abondant. Une observation faite sur cet Insecte fournit sur la question des indications précieuses. Dans une cage d'élevage habitée par le *Leptophyes punctatissima*, des tronçons de branches de sureau en assez grand nombre avaient été plantés verticalement. Un soir une pondeuse fut surprise perchée au sommet d'une de ces branches dont le diamètre mesurait environ deux centimètres, et enfonçant son ovipositeur dans la moelle, non pas verticalement, mais suivant une direction très oblique. L'œuf allait donc être déposé à plat et séparé seulement de l'extérieur par une mince lamelle de parenchyme. Il était à peine arrivé à l'extrémité des valves, que l'on vit l'abdomen de la pondeuse se dilater à des intervalles réguliers de cinq secondes environ, et, chaque fois, l'animal avancer la tête vers la pointe de l'ovipositeur, en faisant glisser ses mandibules le long du bord ventral de ce dernier, comme s'il s'agissait d'assurer le contact des deux lames.

Quand la pondeuse se fut éloignée, on voyait très nettement à la loupe, la lamelle de moelle légèrement soulevée, et la fente où était l'œuf, remplie d'une masse gélatineuse qui la maintenait béante et débordait la plaie.

Le lendemain matin toute trace de la ponte avait disparu, les deux lèvres de la plaie s'étaient rapprochées et recollées. L'exploration de la surface de la moelle fit même découvrir plusieurs œufs enfoncés un peu dans toutes les directions et fixés de la même manière; aucun indice extérieur n'eut permis d'en soupçonner l'existence.

Il est donc certain que les œufs des *Phanéroptérides* sont enduits d'un liquide au moment de la ponte, et comme, par ailleurs, les éléments sécréteurs de la glande annexe de l'ovipositeur atteignent, dans cette tribu, des proportions vraiment remarquables, FIG. **27**, il est légitime de conclure, en rapprochant ces deux données, que, chez les *Phanéroptérides*, le produit de la glande annexe sert à agglutiner les œufs en une seule masse ou à les fixer à un support, cela sans préjudice des autres fonctions que pourrait encore remplir cet organe.

Les indications nouvelles fournies par les autres tribus n'offrent pas le même intérêt. Les espèces suivantes : *Conocephalus mandibularis* et *Xiphidium dorsale; Saga serrata; Platycleis brachyptera, Thamnotrizon cinereus et Th. femoratus; Ephippigera biterrensis; Pycnogaster Graellsi*, dont les œufs sont déposés soit dans le sol soit dans les végétaux, pondent un œuf à la fois et cet œuf est absolument sec.

Il est certain, cependant, que chez tous ces insectes, malgré l'affirmation opposée de quelques auteurs il existe une glande annexe, réduite, il est vrai, chez les *Conocéphalides*, mais bien développée partout ailleurs. On est donc amené à se demander si le rôle principal de cet organe ne serait pas simplement de lubrifier les valves de l'ovipositeur pendant la ponte, du moins chez la grande majorité des Locustiens.

Cette quatrième et dernière hypothèse a été formulée pour la première fois par BÉRENGUIER (07), à propos de l'*Isophya pyrenæa*, et semble avoir pour elle de sérieux arguments. Le premier est tiré de la situation même de la glande qui s'ouvre, non pas dans l'utérus, mais bien à l'entrée de l'ovipositeur, immédiatement au-dessous de l'apophyse transverse, FIG. **15** et **19**, *ga*. En second lieu, l'organe fait défaut chez les espèces dépourvues d'ovipositeur, comme chez l'*Oryctopus Bolivari*, par exemple.

Cette manière de voir soulève néanmoins des objections, dont la plus forte est à coup sûr l'absence de la glande chez des Insectes à ovipositeur normal.

Quant au résultat des expériences de FÉNARD (96), il est aisé d'en donner une interprétation plausible, et d'expliquer pourquoi l'œuf retiré des

ovaires n'agglutine pas le sable sur lequel on le dépose, tandis que les particules de terre y adhèrent lorsqu'il a traversé l'ovipositeur. L'œuf qui sort de la tarière d'une Locuste a le chorion tout imprégné du liquide dont la glande annexe a lubrifié les valvules; il arrive donc au contact du sable sec avant d'avoir eu le temps de se dessécher et peut, en conséquence, en agglutiner quelques grains. Au contraire, l'œuf retiré des calices ovariques a été exposé à l'air et il suffit de quelques secondes pour le « pneumatiser » (1). Ce phénomène a lieu tôt ou tard, et l'examen d'une ponte, pour être concluant dans la matière présente, ne doit pas se faire immédiatement. Sauf de rares exceptions, les œufs du *Locusta viridissima* pondus dans un sol sec sont, très peu de temps après leur dépôt, complétement dégagés de toute particule étrangère (2).

(1) PANTEL (12) a parfaitement analysé le phénomène de la « pneumatisation » des dispositifs respiratoires, dans l'œuf à développement extra-utérin et dans l'œuf à développement intra-utérin. Voici comment s'exprime l'auteur au sujet du premier cas, le seul qui nous intéresse ici : « Quelle que soit leur forme particulière, les dispositifs respiratoires de l'œuf peuvent être ramenés à un système creux, comparable au système trachéen d'une larve développée en milieu liquide. De part et d'autre il s'agit d'un ensemble de cavités occupées tout d'abord par le liquide aéré dans lequel elles se sont différenciées, ou qui s'y est introduit au moment de leur formation, et qui sont envahies à un moment donné par l'air gazeux. Durant la première phase, elles ne sauraient servir qu'aux échanges de gaz dissous, c'est-à-dire à la respiration aquatique, durant la seconde, elles servent aux échanges de gaz en nature

Cette substitution des liquides intracavitaires par des gaz, substitution que l'on peut pour plus de rapidité désigner sous le nom de pneumatisation de l'appareil respiratoire, ne marque pas proprement le passage de l'état non fonctionnel à l'état fonctionnel, la respiration n'ayant jamais été suspendue, mais un changement dans l'allure de cette grande fonction, un accroissement d'activité déterminé par les conditions actuelles du chimisme nutritif de l'embryon ou de la larve.

Lorsque l'œuf est expulsé aussitôt après son passage sous les spermathèques, la pneumatisation du chorion peut se ramener en très gros, et en ne tenant compte que du phénomène initial, à un départ d'eau par évaporation ménagée. Les petites cavités intrachoriales, aussi bien celles qui sont disposées en organe nettement différencié que celles du fond banal, s'ouvrent directement dans l'air extérieur, ou ne sont obturées que par une pellicule homogène moléculairement perméable. Dans l'un et l'autre cas un départ d'eau et une introduction correspondante d'air gazeux paraissent inévitables. L'introduction de l'air devient manifeste à l'œil dans certains œufs, grâce à un changement d'éclat qui survient presque instantanément (observations faites sur les œufs d'un *Ephippigera* amené à pondre dans l'air) » (p. 93, 94).

Tous les œufs de Locustiens dont le chorion a une teinte sombre se prêtent bien à cette dernière expérience.

(2) Voici un de ces cas exceptionnels qui donne une apparence de vérité aux expériences de FÉNARD, mais qui s'explique également fort bien par l'interprétation opposée. Une Locuste enfermée dans une cage de toile métallique, avait été déposée par hasard sur une couverture de laine. Le lendemain on trouva un semis de quarante œufs dressés et agglutinés ensemble sur la couverture, comme le sont les œufs du *Sialis lutea* sur la feuille d'un roseau.

On peut donc, en terminant, émettre comme probable l'opinion suivante : le produit de la glande annexe de l'ovipositeur, chez la plupart des Locustiens, lubrifie les valves de l'organe au moment de la ponte; chez les *Phanéroptérides*, il a de plus comme fonction de fixer les œufs sur les plantes où ils sont pondus ou d'agglutiner la terre dans laquelle ils sont déposés.

Il n'a été question jusqu'ici que de la glande impaire; il resterait, si l'on voulait être complet, à dire un mot de cette autre catégorie de glandes annexes dont la présence a été signalée chez quelques Locustiens à la jonction des oviductes avec l'oviducte commun. Malheureusement, les données relatives à la physiologie de ces formations font totalement défaut, et c'est en vain que l'on cherche une indication capable de justifier leur présence chez les espèces où on les trouve.

## Chapitre IV.

## L'éclosion.

Dans la première édition de son « Manuel d'Entomologie », Packard exprimait en 1898 le regret de trouver dans la bibliographie si peu de données sur le mécanisme de l'éclosion chez les Insectes : « This had been observed only in a few cases », disait cet auteur, « and careful observations as to the exact manner in which the embryo breaks the egg-shell and frees from the amnion are much needed » (l. c., p. 583).

Si des tentatives ont été faites depuis, dans le but de combler cette lacune, elles sont rares, et, tout récemment, dans un des derniers fascicules édités de son beau traité sur les Insectes, Berlese (14) a pu reproduire à peu près dans les mêmes termes la plainte formulée jadis par son prédécesseur (1).

Pour ce qui est des Locustiens en particulier, les recherches bibliographiques fournissent très peu de documents; les voici dans l'ordre chronologique.

### A. Revue bibliographique.

Riley (74) décrit ainsi l'éclosion du *Microcentrus retinervis* : « During the early part of May the embryo larva ... attains its full development, and

(1) « I fenomeni, che accompagnano la schiusura dell' uovo del giovane insetto non sono stati largamente studiati, eppure certo vi sarebbe messe buona di fatti singolari relativi ai modi speciali di praticare questa funzione » (l. c., II, p. 217).

after hours of tedious contracting and expanding movements, manages to burst the egg open at its top or exposed end, along the narrow edge, and generally about half-way down. Through this opening young Katy slowly emerges, undergoing a molt during the process, and leaving its first skin, in a crumpled white mass, attached to the empty bivalvular egg-shell - (p. 158).

H. Fabre (98) a raconté en détail l'éclosion du *Decticus albifrons*, mais sans s'occuper d'une façon spéciale du mécanisme de la rupture de l'œuf. Voici en quels termes l'auteur dépeint le trajet de la jeune larve à travers le sol et la manière dont elle se dépouille de la membrane amniotique : - Le col amplement bâille à la nuque et d'une lente palpitation se gonfle et se dégonfle tour à tour. Voilà le moteur. Le nouveau-né chemine à l'aide de son *(sic)* hernie occipitale. Dégonflé, l'avant refoule un peu le sable humide, s'y insinue en creusant une fossette; puis ballonné, il devient bouton, qui se moule et prend appui dans la dépression obtenue. Alors l'arrière se contracte et c'est un pas de fait. Pour chaque coup de la vessie locomotrice, la voie s'allonge de près d'un millimètre. L'insecte harassé parvient ainsi à la surface ....

A demi engagé dans son puits de sortie, le déterré fait halte, laisse les forces revenir, puis gonfle une dernière fois son hernie occipitale, jusqu'aux limites du possible et fait éclater le fourreau qui l'a défendu jusqu'ici. L'animalcule se dépouille de sa casaque d'émersion - (p. 174).

L'éclosion de l'*Ephippigera confusa* a fait l'objet des observations de de Peyerimhoff (08) : - L'œuf se trouvant enfoncé dans les tissus, nous dit l'auteur, je n'ai pu assister à sa rupture. Il est certain toutefois, qu'après avoir brisé le chorion, l'embryon chemine encore enveloppé dans l'amnios, à travers le trou de ponte pourtant bien rétréci, et arrive en cet état à l'orifice .... C'est là, en effet, ainsi que je l'ai vérifié maintes fois, qu'il se débarrasse de cette dernière enveloppe dont les lambeaux restent engagés dans la cavité de sortie ... Pendant et même après l'éclosion, on peut aisément observer la hernie sanguine occipitale à l'aide de laquelle l'embryon a rompu le chorion et exécute sa reptation dans le canal de ponte ... J'ai pu me convaincre également que l'embryon avale de l'air pour augmenter sa pression sanguine et suppléer par ce moyen aux efforts musculaires nécessités par l'éclosion; il suffit en effet de sacrifier un individu au moment où il apparaît à l'orifice de la tige pour constater que son jabot est gonflé de gaz. Ce double mécanisme, hernie sanguine et déglutition de l'air, probablement

très général chez les insectes au moment de l'éclosion et des mues (Cf. Ann. Soc. Ent. France, 1901, p. 150), est particulièrement bien connu chez les Orthoptères : on sait que Künckel l'a découvert chez les Acridiens, qui l'utilisent dans plusieurs fonctions, et Fabre l'a retrouvé chez les Decticques - (p. 506-507).

Tout récemment (19), j'ai donné dans une note préliminaire quelques indications sur l'existence, la structure et la valeur fonctionnelle de l'appareil de rupture des Locustiens et des Grilloniens; le chapitre présent ne fera que développer ce qui concerne les Locustiens.

### B. Données de l'observation.

Ce coup d'œil rapide sur les travaux antérieurs suffit à montrer que l'existence d'un appareil de rupture chez les Locustiens n'a pas attiré jusqu'ici l'attention des observateurs, bien qu'il ait été signalé depuis longtemps chez d'autres Insectes. On a décrit les mouvements vermiculaires des jeunes larves à l'intérieur du sol; mais la manière dont s'effectue la rupture de la coque, l'éclosion proprement dite, ne semble pas connue.

Les lignes qui suivent ont pour but d'apporter quelques données utiles à la solution du problème; elles résument les observations faites sur un petit nombre d'Insectes, dont voici la liste :

Phanéroptérides : *Leptophyes punctatissima.*
*Phaneroptera quadripunctata.*
Méconémides : *Meconema varium.*
Conocéphalides : *Xiphidium dorsale.*
*Conocephalus mandibularis.*
Decticides : *Thamnotrizon cinereus.*
Ephippigérides : *Ephippigera rugosicollis.*

Inutile de faire remarquer que, s'il est relativement aisé de suivre à la loupe le cheminement d'une larve à travers le sol, il est à peu près impossible d'observer sérieusement sa sortie de l'œuf sans faire usage du microscope. Il est donc nécessaire, si l'on veut se rendre compte de ce phénomène, de faire pondre les Insectes, d'entretenir la ponte pendant plusieurs mois dans les conditions de chaleur et d'humidité voulues, puis, le moment de l'éclosion venu, de transporter ces œufs sous le microscope afin de guetter la sortie de la larve.

S'il s'agit de *Locustiens* déposant leurs œufs dans la terre, il y aura avantage à faire usage d'une cage vitrée permettant de suivre le développe-

ment de l'œuf en place. Le sol de la cage devra être suffisamment surélevé pour que l'œuf pondu contre les parois demeure toujours visible.

Quant aux Insectes qui pondent dans les végétaux, le seul moyen d'en observer l'éclosion est de recueillir les feuilles ou les brindilles visitées par les pondeuses, et de les maintenir jusqu'au moment voulu dans les conditions convenables.

Malheureusement, rien n'est plus difficile à déterminer que le temps requis pour le développement de l'embryon des différentes espèces, lorsque l'œuf est soumis à des soins spéciaux; voici à ce sujet quelques chiffres qui pourront donner une idée de l'influence des circonstances extérieures sur le développement de l'œuf :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Conocephalus mandibularis.* | — Ponte : | 10 oct. | Eclosion : | 6 mars. |
| *Phaneroptera quadripunctata.* | — - | 19 oct. | - | 24 mai. |
| *Xiphidium dorsale.* | — - | 13 sept. | - | 18 juin. |
| *Thamnotrizon cinereus.* | — - | 20 sept. | - | 7 août. |
| *Ephippigera rugosicollis.* | — - | 22 sept. | - | 10 août. |

Il y a donc un écart possible de cinq mois entre l'éclosion du *Conocephalus mandibularis* et celle de l'*Ephippigera rugosicollis*. Or ces deux espèces se rencontrent dans le midi de la France, et tout permet de croire que dans les conditions naturelles il s'écoule tout au plus quelques semaines entre leurs dates d'apparition.

A cette première difficulté s'en ajoute une autre, inhérente cette fois à la structure de l'œuf. La coque de l'œuf des Locustiens est rarement transparente. Tantôt c'est la teinte sombre du chorion qui s'oppose au passage de la lumière *(Leptophyes punctatissima, Ephippigera rugosicollis)*, tantôt c'est sa structure *(Meconema varium, Thamnotrizon cinereus)*. Le plus souvent cependant, le principal obstacle à l'observation vient de la larve elle-même, dont la pigmentation verdâtre *(Xiphidium dorsale, Conocephalus mandibularis)* rend l'examen à la lumière réfléchie à peu près impossible.

Dans ce dernier cas, il est vrai, on peut, en conservant l'œuf dans un état d'humidité suffisante, donner à la coque le degré de transparence strictement requis pour l'étude; mais au sortir de la chambre humide, l'œuf est aussitôt pneumatisé et perd du même coup ses propriétés optiques.

Quelques espèces, heureusement, possèdent des œufs qui n'ont pas les inconvénients indiqués; de ce nombre est le *Phaneroptera quadripunctata*; il fournira les données les plus précises sur le mécanisme de l'éclosion.

a) *L'appareil de rupture.* — Chez toutes les espèces énumérées au début de ce chapitre, il existe un appareil destiné à provoquer la rupture de l'œuf au moment de l'éclosion; sa valeur fonctionnelle est incontestable.

Fig. X. *Conocephalus mandibularis*, Charp. Portion antérieure de la dépouille amniotique d'une larve venant d'éclore. Face ventrale.

*a*, fourreau des antennes; — *cf*, corne frontale; — *lr*, lame de rupture.

Si l'on examine au microscope l'œuf du *Conocephalus mandibularis* au sortir de la chambre humide, ou mieux encore à travers les parois d'une chambre de fortune formée de quelques rondelles de papier buvard humectées et recouvertes d'un couvre-objet, on aperçoit distinctement, à l'extrémité supérieure de l'œuf et sur sa face convexe, une ligne sombre, FIG. **87**, *lr*, orientée suivant le grand axe de la coque; cette ligne est l'appareil de rupture vu par transparence. Comme il est aisé de le constater, ce dernier est situé sur le front de l'embryon.

Pour s'en faire une idée d'ensemble, il suffit d'étaler sur sa face interne la dépouille abandonnée par une larve au moment de l'éclosion (1). La FIG. **X** représente une partie de celle du *Conocephalus mandibularis* ainsi préparée. L'appareil de rupture, *lr*, figure sous la forme d'une lame d'aspect corné et garnie de dents dont la direction est nettement perpendiculaire à la surface du front de l'Insecte. Dans le prolongement de cette formation médio-frontale, on aperçoit une corne, *cf*, qui fait également partie de la dépouille et tombe avec elle. Cet appendice, spécial aux *Conocephalus*, n'a rien à faire, semble-t-il, avec l'appareil de rupture; sa faible résistance ne permet pas de lui attribuer une fonction mécanique.

A l'opposé, à droite et à gauche de l'extrémité inférieure de la lame, s'étendent les fourreaux des antennes, *a*, dont la base fortement chitinisée est plus ou moins solidaire de l'appareil.

(1) Cette première dépouille n'est pas dévorée par la jeune larve.

Fig. XI. *Meconema varium* FABR. larve venant d'éclore. La tête, encore enveloppée de la membrane amniotique, porte sur la ligne médio-frontale la lame de rupture, *lr*.

Fig. XII. *Meconema varium* FABR. Lame de rupture isolée du reste de la dépouille amniotique et vue latéralement. La pression exercée par le couvre objet a dédoublé la lame en ses deux feuillets constitutifs et mis en évidence l'existence des points de soudure.

*li*. partie inférieure de la lame de rupture; — *ls*, partie supérieure; — *ps*, points de soudure.

La forme de celui-ci varie d'une espèce à l'autre. Le type le plus simple est réalisé par les *Conocéphalides (Conocephalus mandibularis* et *Xiphidium dorsale)* et par les *Decticides (Thamnotrizon cinereus)*.

Ailleurs, chez le *Meconema varium*, par exemple, FIG. **XI** et **XII**, la lame de rupture, *lr*, au lieu d'être continue, se décompose en deux pièces de longueur inégale, *ls*, *li*; tandis qu'elle se renforce chez l'*Ephippigera rugosicollis* et devient en même temps plus longue et plus saillante.

Ces caractères s'accentuent encore dans la tribu des *Phanéroptérides*, où la lame prend l'aspect d'une véritable crête et s'étend du vertex à la base du labre, FIG. **XIV**, *lr*.

La variété dans la forme n'entraine pas, cependant, la divergence de structure; chez tous les Insectes cités, l'appareil doit son origine à une différenciation locale de la membrane amniotique.

Celle-ci, très nettement renforcée dans cette région de la tête, forme deux feuillets : un feuillet droit et un feuillet gauche dont l'accolement sur la ligne médio-frontale constituera la lame de rupture; la solidarité des deux feuillets est assurée par quelques points de soudure.

On peut mettre cette structure en évidence en comprimant légèrement entre lame et lamelle l'appareil de l'un des Locustiens mentionnés, celui du *Meconema varium* entre autres; on obtient alors l'image représentée par la FIG. **XII**.

La compression exercée sur l'ensemble a eu pour effet, non seulement de coucher sur le côté la lame de rupture, mais encore de faire glisser l'un sur l'autre les deux feuillets qui la constituent ; seuls les points de soudure, *ps*, les maintiennent unis.

La valeur de cette interprétation peut être contrôlée par des coupes. La FIG. **XIII** représente deux sections transversales pratiquées dans la région supérieure de l'appareil du même Insecte ; on voit en **A**, l'image obtenue quand le rasoir passe entre deux points de soudure, en **B**, celle que l'on obtient quand il intéresse le point de soudure lui-même.

Quand, au lieu d'être finement dentelé comme dans le cas présent, le tranchant de la lame est profondément découpé, les points de soudure sont situés au sommet des dents ; cette disposition caractérise l'appareil de rupture des *Phanéroptérides* étudiés.

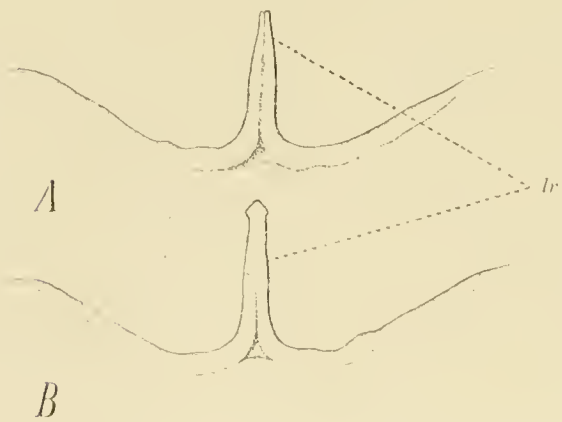



Fig. XIII. *Meconema varium* FABR. Sections transversales de l'appareil de rupture.

A, section passant entre deux points de soudure et montrant les deux feuillets amniotiques accolés ; — B, section passant par un point de soudure et montrant les deux feuillets soudés. — *lr*, lame de rupture.

b) *La rupture.* — L'éclosion des Locustiens a lieu aux premières heures de la journée, au point du jour ou au lever du soleil. A en juger par les expériences faites, la lumière n'aurait, cependant, qu'une importance secondaire dans le phénomène ; les principaux déterminants seraient la sécheresse et surtout la chaleur ; l'éclosion en chambre est, en effet, beaucoup plus matinale.

Aucun des Insectes mentionnés n'offre autant d'avantages pour l'étude du mécanisme de l'éclosion que le *Phaneroptera quadripunctata*. L'œuf, dont on a décrit plus haut la forme, porte sur le bord concave une carène prononcée qui en occupe seulement le tiers supérieur ; cette carène recouvre exactement la lame de rupture et indique d'avance l'emplacement de la future incision.

L'approche du moment de l'éclosion est signalée par la teinte de plus en plus fauve des yeux de la jeune larve et par les rares mouvements que

fait celle-ci à l'intérieur de la coque; il est donc facile de faire un choix des œufs les plus avancés et de les déposer côte à côte sur le porte-objet.

Fig. XIV. *Phaneroptera quadripunctata* Br. Larve sortant de l'œuf. — *a*, ampoule cervicale; — *c*, coquille de l'œuf; — *lr*, lame de rupture.

L'attention est bien vite attirée par les mouvements inusités de l'une ou l'autre des larves en observation. Ce ne sont plus seulement de légères oscillations des mandibules, mais un allongement de tout le corps dont les anneaux s'ébranlent à tour de rôle et donnent l'illusion d'un mouvement de reptation.

L'ampoule cervicale, jusque là saillante, s'est considérablement réduite et, de ce seul fait, la tête a été rejetée en arrière. On dirait que le sang et l'air accumulés auparavant dans la région antérieure du corps ont été soudain refoulés vers son extrémité inférieure, donnant ainsi aux segments abdominaux leur maximum d'extension.

Cette première série de mouvements est à peine terminée qu'une autre commence, mais effectuée dans le sens inverse. Une contraction assez brusque des muscles de l'abdomen refoule le sang vers la région antérieure du corps et gonfle du même coup l'ampoule cervicale. La tête, jusqu'ici bloquée contre la calotte supérieure de l'œuf, obéit au mouvement que lui imprime l'ampoule et, basculant d'arrière en avant, fait glisser la lame de rupture contre le chorion; c'est à ce moment qu'a lieu la première déchirure.

Deux ou trois mouvements de ce genre, effectués à une ou deux minutes d'intervalle, suffisent d'ordinaire pour provoquer la rupture; mais souvent aussi l'Insecte doit s'y reprendre à plusieurs fois, et l'on pourrait citer certaine séance d'observation où vingt-cinq tentatives infructueuses précédèrent le coup décisif.

L'œuf est ouvert, FIG. XIV, et le front de l'Insecte fait saillie au dehors, portant bien apparente la lame de rupture, *lr*.

Un temps de repos plus ou moins long succède toujours à cette période d'activité laborieuse et laisse à l'observateur tout le loisir désirable pour ébaucher un croquis.

S'il est à peu près impossible de suivre, chez les autres Locustiens, les mouvements de la jeune larve à travers l'enveloppe de l'œuf, il est du moins facile, l'existence de la lame une fois prouvée, de constater sur la coque le résultat de son fonctionnement.

Or tous les Insectes énumérés au début de ce chapitre possèdent au moment de l'éclosion un appareil de délivrance, et leurs œufs, après la rupture, portent une incision longitudinale, qui correspond exactement à la situation de la lame sous-jacente, FIG. XV (1). Ce lien de cause à effet peut d'ailleurs être établi par l'observation; l'étude du phénomène de la rupture à la lumière directe ne laisse aucun doute sur ce point.

On peut conclure de ce qui précède à l'importance du rôle joué par l'ampoule cervicale dans le mécanisme de l'éclosion; une autre ampoule de dimensions beaucoup moins considérables a une action à peu près égale. Cette ampoule est située sous la lame de rupture. Chez le *Leptophyes punctatissima* l'ampoule correspond à la moitié inférieure de l'appareil; elle a la forme d'un bourrelet longitudinal, orienté dans le sens de la lame, et dessinant une saillie bien accentuée sur le front de la jeune larve. Sa couleur blanchâtre tranche sur la teinte verte des téguments voisins.

Que le sang soit l'élément principal et déterminant de la turgescence des ampoules cervicale et frontale, cela ne fait de doute pour personne; il en est de ces deux formations comme de la hernie céphalique des Diptères, dont le fonctionnement est connu. Mais la difficulté commence lorsqu'il s'agit d'attribuer au sang et à l'air la part d'efficacité qui leur revient dans le gonflement de la région antérieure du corps. Plus d'une raison inclineraient à croire que le rôle de l'air est à peu près nul dans le mécanisme de la rupture de la coquille.

La déglutition de l'air, très vraisemblable chez une larve au cours de

(1) Il n'est pas nécessaire d'avoir constaté la présence de l'appareil de rupture chez le *Scudderia furcata* et le *Microcentrum rhombifolium*, décrits par HORTON et PEMBERTON (15), pour conclure à son existence chez ces deux espèces; les deux phrases qui suivent peuvent suppléer à ce qui manque du côté de l'observation. La première se rapporte au *Scudderia furcata*, la seconde au *Microcentrum rhombifolium*.

« In hatching the two lateral halves of the eggshell separate along the outer third of their length and the nymph slowly forces its way out head foremost » (p. 5).

« When the egg is ready to hatch, the lateral halves split at their juncture along its edge for about one third the length from the upper end, the nymph slowly forcing itself through the opening thus made » (p. 16)

La déchirure longitudinale opérée dans la région supérieure de la coquille est le travail d'une lame de rupture probablement analogue à celles du *Phaneroptera quadripunctata* et du *Leptophyes punctatissima*.

ses divers stades de croissance, devient assez hypothétique quand il s'agit d'un embryon enveloppé de sa membrane amniotique et recouvert de la coque de l'œuf. L'on n'est pas peu surpris de voir un embryon de *Phaneroptera quadripunctata* emprisonné dans sa gaine amniotique résister à un séjour de plusieurs heures dans un fixateur comme le formol picro-acétique ou l'alcool à 95°, bien plus, y conserver assez de vigueur pour rompre cette enveloppe et réussir à en dégager la tête.

c) *Le dépouillement de l'amnios.* — La coque de l'œuf une fois rompue, la larve s'en dégage par une série de mouvements vermiculaires. Par l'ouverture légèrement agrandie sous la poussée du corps, elle sort bientôt tout entière et se prépare à entreprendre, toujours revêtue de l'amnios, le trajet qui doit la conduire à la lumière.

Cette phase de l'éclosion a été décrite par H. Fabre chez le *Decticus albifrons ;* il y a peu de chose à ajouter à cette description. Il ne sera pas inutile de signaler en passant le rôle probable que jouent dans cette ascension les aspérités squamiformes de l'amnios, auxquelles il faut assimiler sans doute les poils raides et courts que porte le *Xiphidium dorsale* sur le sommet de la tête, au voisinage de la lame de rupture.

Quant au dépouillement de la membrane, il se fait sensiblement de la même manière chez tous les Locustiens et l'on peut, pour le décrire, prendre comme type le *Meconema varium.*

On a vu que cet Insecte vivait sur un grand nombre d'arbres; son régime surtout carnivore le rend indépendant de l'espèce végétale. En Hollande, il est particulièrement abondant sur le chêne dont l'écorce rugueuse et tapissée de lichens, du côté de l'Ouest, jusqu'à la hauteur de deux ou trois mètres au-dessus du sol, lui offre pour la ponte un milieu de choix.

C'est au mois de mai qu'a lieu l'éclosion, comme le fait remarquer Girard (76) dans un passage cité plus haut. Elle se fait au lever du soleil, entre cinq heures et demie et sept heures, et comme les chênes abondent dans le pays, il est facile d'assister tous les matins à plusieurs éclosions, et cela pendant une quinzaine de jours.

L'œuf des *Meconema* étant collé à l'écorce de l'arbre et dissimulé entre les lobes du thalle des lichens, la jeune larve doit, pour parvenir à la lumière, ramper sur un assez long espace ; elle le fait à la manière ordinaire et s'arrête dès qu'elle arrive à l'air libre.

Cette dernière remarque a la valeur d'une loi générale pour tous les Locustiens étudiés ; qu'il s'agisse d'espèces pondant dans le sol ou d'espèces

déposant leurs œufs dans la moelle des végétaux, la larve emmaillotée cesse de progresser quand la région antérieure de son corps est dégagée.

Un intervalle de repos précède immédiatement le dépouillement et permet d'observer l'Insecte à loisir.

Deux choses attirent l'attention : d'abord l'existence d'un filament grêle qui s'allonge dans le prolongement du corps de la larve et disparaît dans l'épaisseur de la couche des lichens, on en donnera la signification plus loin ; puis la présence sur les flancs de l'animalcule d'une paire de « pleuropodes » volumineux.

Le nom de « pleuropodes » a été donné par Wheeler (1) aux appendices, découverts par Rathke (2) chez le *Gryllotalpa*, que portent un certain nombre d'embryons d'Insectes, sur les pleures du premier segment abdominal. Ces organes atteindraient leur maximum de développement au moment de la révolution de l'embryon et disparaîtraient ensuite. Wheeler, qui les signale chez le *Xiphidium ensiferum* sur le point d'éclore, leur attribue une fonction glandulaire; pour beaucoup d'auteurs ils ont la valeur d'organes respiratoires ou même sensoriels.

Il ne rentre pas dans le cadre de ce travail de reprendre cette discussion ; mais il peut être utile de noter au passage les deux particularités que présente le *Meconema varium* à ce sujet. En premier lieu, il ne semble pas que l'on ait mentionné jusqu'ici chez aucun Locustien l'existence de pleuropodes persistant jusqu'au moment de l'éclosion et, de fait, on ne les rencontre pas dans les autres espèces étudiées. De plus, la lumière de l'organe contient, chez le *Meconema varium*, des cellules libres qui ont tous les caractères des amibocytes de l'Insecte. Comme, par ailleurs, le chorion de ce *Méconémide* présente une structure très spéciale y rendant la circulation de l'air assez difficile, il y a lieu de se demander si les « pleuropodes » ne sont pas avant tout des organes respiratoires.

Quoi qu'il en soit de la signification physiologique de ces formations chez la larve du *Meconema varium*, leur rôle s'achève avec la vie embryonnaire; ils font partie de la membrane amniotique et tombent avec la dépouille.

C'est au niveau du mésonotum que se produit la première déchirure

(1) Wheeler W. M. : Ueber drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipterenembryon. (Zool. Anzeig., Bd. 12, 1889.)

(2) Rathke H. : Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille (Müller's Archiv f. Anat. und Physiol., 1844.)

de l'amnios. Elle semble provoquée surtout par le gonflement des anneaux thoraciques et très peu, au contraire, par celui de l'ampoule cervicale. La fente s'allonge bientôt sous la pression du sang et gagne, en arrière, le bord postérieur du deuxième anneau abdominal, en avant, le sommet du pronotum ; l'ampoule n'est pas découverte.

Bientôt les segments thoraciques font hernie par l'ouverture, et la tête, que l'exiguité du masque, et aussi les antennes et les palpes, tenaient déjà fortement inclinée sur le sternum, exagère à tel point ce mouvement que la dépouille, jusque-là ramassée contre l'occiput, franchit cet obstacle et, glissant le long du vertex, met à découvert les yeux et la base des antennes.

La tête se relève alors légèrement, réduisant d'autant le volume de l'ampoule cervicale et, peu à peu, sort de la dépouille. Enfin elle est libre à l'exception des antennes qui, demeurant engagées dans leur fourreau, la maintiennent toujours fortement inclinée en avant.

Un balancement rythmé du corps, de droite à gauche et vice-versa, accompagné d'un gonflement de toutes les parties libres, accélère le dépouillement des pattes. Les antérieures sont dégagées les premières, puis les moyennes, puis les sauteuses.

Ces dernières, toutefois, sont encore engagées très avant dans leur gaine quand commence la manœuvre destinée à libérer définitivement les antennes.

Pour atteindre ce but, la jeune larve fait d'abord des efforts considérables. On la voit se cambrer, la nuque turgescente, les palpes raidis et tendus en avant, puis renverser la tête en arrière pour entraîner dans ce mouvement de bascule les deux minces filaments. Ceux-ci sont si brutalement pliés à la base et si tendus qu'on les croirait sur le point de se briser.

C'est à peine, cependant, si le résultat de cet effort est perceptible, et l'on se demande ce que pourra gagner l'Insecte à renouveler cette tentative. Mais voici du nouveau. La tête, ramenée d'abord dans sa position normale, s'incline maintenant sur le sternum, forçant ainsi la portion des antennes déjà dégagée à s'incurver vers l'extérieur et à former un semblant de boucle ; c'est le moment propice pour l'Insecte.

Tandis que ses palpes maxillaires demeurent tendus en avant, tout tremblotants, de ses palpes labiaux, comme de deux bras minuscules, il saisit les deux antennes le plus près possible de leur extrémité libre, les enlace et les serre vigoureusement contre sa bouche. La tête alors se redresse et retire lentement les antennes hors de leur fourreau ;

puis elle revient à la position première et les deux bras s'entrouvrent. Le résultat de ce manège est appréciable; le diamètre de la boucle formée par les antennes s'est visiblement accru. Une seconde fois les bras s'enlacent et la tête réitère son mouvement de bascule; les antennes font un nouveau progrès. Six ou sept manœuvres de ce genre seront nécessaires pour les dégager entièrement; libres, on les verra se détendre brusquement, comme le feraient deux fils d'acier, et s'allonger dans le prolongement du corps (1).

La jeune larve ne tient plus à la dépouille que par l'extrémité de l'abdomen. Elle est suspendue la tête en bas, les pattes ramenées contre les flancs et dressées dans la position du saut.

C'est par le gonflement du corps que s'opère la libération complète. Quand elle est sur le point de se faire, l'Insecte étend les pattes et s'accroche au lichen le plus voisin ou même à sa dépouille qu'un fil ténu relie toujours à l'écorce de l'arbre.

Fig. XV. *Meconema varium* Fabr. L'œuf avant et après l'élosion. — *A*, œuf avant l'éclosion vu par la face latérale droite; — *B*, œuf après l'éclosion vu par la face ventrale — *d*, dépouille; — *l*, thalle de lichen; — *rm*, région micropylaire

A peine dégagée, la larve fait quelques pas, puis s'arrête bientôt, le corps distendu afin de donner aux téguments leur maximum d'extension; elle mesure alors 4,5 mm du vertex à la base des cerques.

C'est le moment de jeter un coup d'œil sur la dépouille; le filament au bout duquel elle se balance servira de fil conducteur pour découvrir l'œuf.

Le voici en effet, FIG. XV, *B*, collé contre l'écorce. Il est fendu longitudinalement à sa partie supérieure, et sur le bord de l'une des lèvres de la fente, est fixée l'extrémité du fil auquel est suspendue la dépouille, *d*.

1) Cette manœuvre n'est pas spéciale à l'éclosion; on la voit se renouveler aux différentes mues. Horton et Pemberton (15), décrivant la dernière mue du *Scudderia furcata*, disent que « During the entire process the antennæ are held lightly between the maxillary palpi and pulled and guided carefully from their position along the ventral surface of body » (p. 11). Par distraction, sans doute, les deux auteurs attribuent aux palpes maxillaires le rôle joué par les palpes labiaux. Avant eux Riley (74) avait remarqué et décrit une manière de faire analogue chez le *Microcentrus retinervis* (l. c., p. 159)

L'examen microscopique révèle la nature du filament en question ; il est formé tout simplement par l'accolement des gaines antennaires, dont l'extrémité gluante demeure adhérente à l'œuf.

Celui-ci porte bien la déchirure sur sa face ventrale, au niveau de la tête de l'embryon dont le front donnait à la région antérieure de l'œuf avant l'éclosion, *A*, un contour caractéristique ; c'est dans le prolongement de la fente, à l'autre bout de la coque, qu'est localisé l'appareil micropylaire, *rm*.

L'éclosion terminée, que devient la jeune larve? Celui qui, plusieurs jours de suite, a vu sortir de l'œuf, chaque matin entre cinq heures et demie et sept heures, un bon nombre de larves du *Meconema varium*, s'explique difficilement pourquoi, une heure après l'éclosion, il ne reste plus un Insecte sur le tronc des chênes ; l'observation suivante en donne la raison.

Quinze larves fraîchement écloses sont ramassées sur les chênes voisins et placées sur un même arbre, à 1,50 $^{m}$ du sol. Il est 7,40 $^{H}$. Quelques-unes ont encore l'abdomen distendu comme au sortir de l'œuf, les autres ont leur longueur définitive, soit 4 $^{mm}$ et non pas 2 $^{mm}$ comme le laisse entendre Girard (76, p. 178). Toutes les larves, à l'exception d'une seule, qui reste blottie dans une fente de l'écorce, commencent aussitôt l'ascension, sans la moindre hésitation sur la direction à prendre. A 8 heures, les plus avancées ont atteint, sans un arrêt, les premières branches de l'arbre, qui mesure sept à huit mètres de hauteur. A 8,10 $^{H}$, la retardataire elle-même se met en devoir de gagner le sommet de l'arbre et, comme les autres, elle accomplit le long voyage sans hésitation et sans arrêt.

Le *Meconema varium* vit donc surtout au sommet des grands arbres et spécialement des chênes et des ormes. Il y occupe d'ordinaire la face inférieure des feuilles, avec lesquelles il est d'ailleurs parfaitement homochrome. Il s'y tient immobile pendant toute la durée du jour, les pattes étendues et les antennes allongées dans le prolongement du corps (1). Au soleil couchant commence pour lui la vie active ; mauvais sauteur, excellent

(1) Dans un travail publié dans les Archives de Zoologie expérimentale et générale, Cuénot (14) a donné sur l'éthologie d'un autre *Méconémide*, le *Cyrtaspis scutata* Chapp., des détails qui permettent de faire une comparaison intéressante entre les deux espèces. Les deux Insectes sont arboricoles et la communauté de régime les rend également indifférents sur le choix de l'espèce végétale. Médiocres sauteurs et excellents coureurs, tous deux sont doués de géotropisme négatif. Ils sont homochromes avec la surface des feuilles. L'un et l'autre, enfin, sont crépusculaires et gardent l'immobilité complète pendant la journée, pour ne devenir actifs qu'à la tombée de la nuit. Il serait curieux de savoir si la similitude ne s'étend pas plus loin et si, au double point de vue anatomique et physiologique, organes et phénomènes de la ponte ne sont pas identiques chez les deux espèces.

coureur, l'Insecte parcourt la surface des rameaux et des feuilles avec une rapidité et une sûreté de pas remarquables; il fait très rarement usage de ses ailes.

Telle est l'histoire du *Meconema varium*; l'éclosion des autres Locustiens diffère très peu de celle que l'on vient de décrire. La seule particularité digne d'être notée a trait à la pigmentation de la larve des *Phanéroptérides* étudiés. D'un jaune sale chez le *Phaneroptera quadripunctata*, d'un vert sombre chez le *Leptophyes punctatissima*, le corps de la jeune larve sortant de l'œuf est dans les deux espèces piqueté de noir, et cette coloration, jointe aux dimensions exagérées des pattes et surtout des pattes sauteuses, donne à l'animal un facies d'araignée.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS PRINCIPALES.

### I. Anatomie.

#### I. Chambre périvulvaire et dépendances.

1. Les oviductes des Locustiens se réunissent sur la ligne médioventrale pour constituer un organe impair et nettement différent, par la structure, des oviductes proprement dits, auquel on peut donner le nom d'oviducte commun. Il existe dans cet organe trois régions distinctes : une première région, antérieure, bitubulée, formée par l'accolement des conduits qui prolongent les oviductes, une seconde région à cavité unique, une troisième région, enfin, largement ouverte du côté dorsal et plus ou moins inclinée d'avant en arrière, qui constitue la vulve. Les dimensions comparées de ces trois régions varient avec l'espèce considérée.

2. Au point où s'opère la jonction des oviductes proprement dits avec l'oviducte commun, et sur la face dorsale de ce dernier, on trouve, chez quelques Locustiens, une et, plus souvent, deux vésicules sphériques auxquelles leur structure permet d'attribuer une fonction glandulaire. Ces glandes, turgescentes au moment de la dernière mue, perdent bientôt après toute activité fonctionnelle. Chez les espèces dépourvues de ces organes, la région où se fait le raccord des oviductes avec l'oviducte commun peut offrir une structure analogue à celle des vésicules.

3. La chambre périvulvaire présente, dans sa région supérieure, un ou deux diverticules en culs-de-sac, s'étendant de chaque côté ou au-dessus de

l'oviducte commun; dans ce dernier cas, l'oviducte commun se trouve complètement isolé de la paroi dorsale de la chambre périvulvaire. L'hypoderme de cette région est riche en éléments glandulaires, remarquables par la longueur de leurs canalicules excréteurs.

4. La paroi dorsale de la chambre périvulvaire est différenciée, dans sa partie moyenne, en une sorte de coupole dont la paroi, fortement chitinisée à l'extérieur, a la structure du conduit du réservoir séminal et contient, comme ce dernier, des glandes hypodermiques nombreuses. Cette formation centrale, reliée à la paroi abdominale par une paire de brides musculaires, coiffe en quelque sorte l'orifice vulvaire. C'est à sa partie supérieure, et non dans la paroi dorsale de l'oviducte commun, que s'ouvre le conduit de la spermathèque.

### II. Ovipositeur et glande annexe impaire.

5. L'ovipositeur des Locustiens est, en général, composé de trois paires de pièces ou *valvules*; une paire est supérieure ou dorsale, la seconde est inférieure ou ventrale, et la troisième, recouverte par la paire dorsale, est constituée de deux lamelles soudées à la base en une pièce impaire; ces lamelles, qui forment la « fourche », portent le nom de valvules internes. L'ensemble des valvules d'un même côté de l'ovipositeur constitue une *valve* ou *lame*.

6. Les valvules dorsales sont articulées, par leur bord supérieur, avec les branches latérales de l'apophyse médiane, par leur bord inférieur, avec les extrémités de l'apophyse transverse.

Les valvules ventrales s'articulent, par leur bord supérieur, avec une pièce triangulaire elle-même articulée, d'une part, avec l'angle antérolatéral du neuvième tergite et, d'autre part, avec la base de l'apophyse latérale.

Les valvules internes, enfin, offrent à l'extrémité antérieure de leur bord supérieur commun un point d'articulation avec la base de l'apophyse médiane, tandis que leurs bords inférieurs respectifs viennent s'appuyer individuellement contre le centre de l'apophyse transverse.

Les points d'articulation sont originairement des plis de la cuticule, dont une partie s'est épaissie et fortement chitinisée, et l'autre est restée mince ou de consistance molle.

7. Les valvules supérieures ou dorsales sont mues, de chaque côté de l'ovipositeur, par quatre faisceaux musculaires : le premier relie la base de l'apophyse latérale au bord antérieur du neuvième tergite; le second, l'extrémité de l'apophyse latérale à l'acrotergite du neuvième segment; le

troisième, antagoniste du précédent, l'extrémité de la même apophyse à l'angle antérieur du neuvième tergite; le quatrième, l'extrémité inférieure de la valvule à l'acrotergite du neuvième segment.

Les valvules inférieures ou ventrales sont mises en mouvement, chacune de leur côté, par deux muscles qui unissent leur bord supérieur, l'un, au bord antérieur du neuvième tergite, l'autre, au bord antérieur du huitième.

Les valvules internes ont à leur service deux faisceaux musculaires insérés tous deux sur le pourtour de la fenêtre ovale de chacune des lamelles et fixés d'autre part : l'un, sur le bord antérieur des valvules dorsales, l'autre, à l'extrémité antérieure du bord inférieur des mêmes pièces.

Deux faisceaux musculaires symétriques unissent en outre les deux bouts de l'apophyse transverse à l'acrotergite du neuvième segment; deux autres fixent l'extrémité de l'apophyse médiane à la région des téguments comprise entre le bord antérieur des valvules dorsales et le bord inférieur du neuvième tergite.

8. Immédiatement derrière l'apophyse transverse, formée par l'épaississement de la membrane intersegmentaire qui unit chez la jeune larve le huitième sternite au neuvième, s'ouvre la glande annexe de l'ovipositeur. Cette glande doit son origine à une invagination de l'épithélium tégumentaire, localisée sur le bord antérieur du neuvième sternite primitif et n'a, par suite, aucun lien anatomique avec l'oviducte commun; son débouché entre les deux bords inférieurs des valvules internes, au fond même du sinus qui sépare les valvules ventrales des valvules internes et dorsales, légitime, au contraire, l'appellation proposée pour la désigner. La glande annexe de l'ovipositeur comprend une région basale, à cuticule épaisse et renforcée d'une tunique musculaire puissante, qui est dépourvue de toute fonction sécrétrice, et une portion flottante exclusivement glandulaire. Les parois de la glande ont la même structure que les parois du réservoir séminal, exception faite, cependant, des éléments de soutien si fréquents dans la spermathèque de la plupart des Locustiens. La glande annexe existe réduite chez les *Conocéphalides*.

9. Chez presque tous les Locustiens, les valves sont visibles au moment de l'éclosion. Elles doublent de longueur à chaque mue, sauf à l'avant-dernière, où elles dépassent cette proportion, quitte à rester en deçà au moment de la dernière.

10. Les valvules, durant toute la durée de la vie larvaire, demeurent

indépendantes les unes des autres et n'offrent, à l'exception des poils sensoriels, aucun accident externe; l'assemblage des pièces de l'ovipositeur se fait chez l'imago, quelques instants après la dernière mue.

Au moment de la mue, la valvule de remplacement est logée en accordéon dans la gaine chitineuse formée par l'ancienne enveloppe.

L'ovipositeur amputé ne se régénère pas, mais les dimensions que prend à chaque mue le tronçon basal, correspondent à celles qu'il offrirait dans un développement normal.

11. Dans l'ovipositeur complètement développé, la pièce basilaire impaire, formée par la soudure partielle des valvules internes, est relativement longue et, bien avant son point de bifurcation, perd tout contact avec les valvules dorsales. Le bord supérieur des valvules ventrales est creusé de deux gouttières longitudinales et parallèles, où sont logés les bords inférieurs des valvules internes et dorsales.

Dans la tribu des *Phanéroptérides*, la pièce basilaire impaire est très courte et les valvules internes demeurent néanmoins soudées aux valvules dorsales sur une grande longueur. Dans celle des *Gryllacrides*, les valvules internes seules sont assemblées avec les valvules ventrales; les valvules dorsales, dont le bord inférieur, très développé, recouvre complètement les valvules inférieures, sont assemblées avec les valvules internes. Chez les *Sténopelmatides*, enfin, les valvules dorsales sont indépendantes des autres pièces de l'ovipositeur sur la majeure partie de leur longueur.

12. L'hypoderme des valvules renferme, comme celui des autres régions du corps, de nombreux éléments glandulaires; l'épithélium sécréteur offre un développement considérable dans l'ovipositeur de certains *Conocéphalides* et *Sténopelmatides*.

13. La plasticité des parois valvulaires internes est assurée, soit par la faible épaisseur de la cuticule, soit par la présence de bandes de chitine molle reliant entre elles les surfaces rigides.

14. Les dents et les saillies chitineuses de dimensions considérables sont localisées sur les valvules externes; les valvules internes en sont totalement dépourvues. A côté des accidents de caractère plus insignifiant, il en existe dont la forme est régulière et l'orientation constante.

15. La face interne des valvules est recouverte, en tout ou en partie, de denticules plus ou moins développées, dont la pointe est orientée vers l'extrémité distale de l'ovipositeur; ces denticules atteignent leur maximum de développement dans la tribu des *Gryllacrides*.

16. Des poils sensoriels sont distribués sur toute la surface des valvules dorsales et ventrales; ils sont plus nombreux sur la surface externe et spécialement à l'extrémité de l'ovipositeur.

### III. L'œuf.

17. En règle générale la surface convexe de l'œuf correspond, chez les Locustiens, à la face ventrale de l'embryon ayant accompli sa rotation; dans la tribu des *Phanéroptérides*, l'embryon a la face dorsale appliquée contre la surface convexe de la coquille.

18. A quelques exceptions près, l'appareil micropylaire des Locustiens forme, au voisinage du pôle inférieur de l'œuf, une plage plus ou moins différenciée qui correspond à la face sterno-abdominale de l'embryon sur le point d'éclore; l'appareil micropylaire est donc situé sur la face convexe de la coquille chez la majorité des Locustiens; il en occupe exceptionnellement la face concave chez les *Phanéroptérides*. Dans la tribu des *Gryllacrides* et dans celle des *Sténopelmatides*, l'appareil micropylaire occupe la région moyenne de la coque de l'œuf.

19. L'appareil micropylaire des Locustiens se compose essentiellement d'un certain nombre d'orifices prolongés dans l'épaisseur du chorion par de long canalicules, ordinairement parallèles entre eux, qui ont une direction générale ascendante et oblique par rapport au grand axe de l'œuf.

Le nombre des micropyles n'est pas constant pour une espèce déterminée. Il varie de un à vingt-trois pour l'ensemble des tribus étudiées, atteignant son minimum chez les *Gryllacrides* et son maximum dans la tribu des *Pseudophyllides*.

20. La respiration de l'œuf se fait par toute la surface de la coquille ou seulement par une partie de cette surface. Dans le premier cas, le chorion est creusé de pores et de canalicules, ou même nettement divisé en deux couches : une couche profonde plus ou moins poreuse et une couche superficielle creusée d'alvéoles et de canaux destinés à emmagasiner l'air. Dans le second cas, une région de la coquille, le plus souvent son extrémité céphalique, mais quelquefois aussi son extrémité inférieure, est modifiée de manière à former un vaste réservoir où s'accumule l'air extérieur avant d'être filtré par le chorion sous-jacent. Ce dernier dispositif est surtout développé chez les *Pseudophyllides*.

## II. Physiologie.

### I. Préliminaires de la ponte.

21. On peut diviser les Locustiens en deux groupes : ceux qui confient leurs œufs à la terre et ceux qui pondent dans les végétaux. Un même genre réunit des espèces appartenant à l'une et à l'autre des deux catégories; on ne connait pas d'espèce pondant indifféremment dans le sol et dans les plantes.

22. Les Locustiens qui déposent leurs œufs dans la terre semblent moins soucieux de l'état hygrométrique du sol que de son degré de consistance; ceux qui pondent dans les végétaux sont indifférents à l'espèce végétale, mais, comme les premiers, ils n'effectuent leur ponte qu'en milieu compact.

Un travail préliminaire des mandibules, à la fois explorateur et préparatoire, précède d'ordinaire l'enfoncement de l'ovipositeur.

23. L'enfoncement de l'ovipositeur, chez les Locustiens possédant un organe de constitution typique, se fait par des mouvements alternatifs de glissement des valvules les unes sur les autres. Les mouvements de protraction de ces pièces se succèdent dans un ordre déterminé, indiqué par des numéros dans le schéma ci-joint :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Valve droite | Valvule dorsale 2, 6, | Valvule dorsale 4 8, | Valve gauche |
| | Valvule ventrale 1, 5, 9.... | Valvule ventrale 3, 7, | |

Le glissement des valvules dorsales sur les valvules ventrales s'explique par les oscillations, dans un plan vertical, des apophyses latérales; celui des valvules d'un côté de l'ovipositeur sur les valvules du côté opposé, par la déformation dans un plan horizontal du trapèze formé, latéralement, par les valvules dorsales, en avant et en arrière, par l'apophyse transverse et les deux branches postérieures de l'apophyse médiane.

### II. La ponte.

24. L'écartement facultatif des valves et l'action de la pesanteur ne jouent aucun rôle dans l'expulsion de l'œuf.

25. La progression de l'œuf depuis sa sortie de l'ovaire jusqu'à son entrée dans l'ovipositeur est assurée par des contractions musculaires. Durant cette partie du trajet, l'œuf est orienté de manière à mettre en contact sa région micropylaire avec le débouché de la spermathèque.

26. La progression de l'œuf à l'intérieur de l'ovipositeur est due, au moins dans la région moyenne de l'organe, aux mouvements de va-et-vient de la « fourche ».

Dans le mouvement de protraction de cette pièce, les valvules internes s'appliquent fortement sur les flancs de l'œuf et l'entraînent; dans le mouvement de rétraction qui succède, les valvules internes s'effacent, et l'œuf est maintenu en place par la pression latérale des valvules dorsales et ventrales.

Les mouvements de la fourche s'expliquent par l'oscillation, dans un plan vertical, de l'apophyse médiane et l'élasticité des bords inférieurs des valvules internes.

Ces mouvements sont de nature réflexe.

27. La ponte terminée, l'Insecte retire l'ovipositeur par des mouvements de glissement des valvules dont le rythme est calqué sur celui de l'enfoncement.

### III. L'œuf. — Le rôle des glandes annexes.

28. Les œufs sont pondus un à un. Ils sont déposés isolément ou par petits groupes. Le nombre des œufs expulsés dans une même séance de ponte varie avec l'état des ovaires.

29. Le produit de sécrétion de la glande annexe de l'ovipositeur sert à lubrifier les parois de l'organe; quelquefois aussi à agglutiner les œufs en une seule masse ou à les fixer à un support.

### IV. L'éclosion.

30. Chez plusieurs Locustiens, il existe un appareil destiné à provoquer la rupture de l'œuf au moment de l'éclosion; sa valeur fonctionnelle est incontestable.

31. L'appareil est situé sur le front de la jeune larve. Il est essentiellement constitué d'une lame chitineuse, dentelée, orientée suivant l'axe du corps et perpendiculaire à la surface interne du chorion.

La lame doit son origine à une différenciation locale de la membrane

amniotique. Elle est formée de deux feuillets accolés et unis, de distance en distance, par des points de soudure.

32. L'éclosion des Locustiens a lieu aux premières heures du jour. La rupture de la coque de l'œuf se fait en deux temps. Dans un premier temps, un allongement du corps, accompagné d'une réduction de l'ampoule cervicale, a pour effet de bloquer la tête de la larve contre le fond de la calotte supérieure de l'œuf; le gonflement de la nuque, qui suit de près ce premier mouvement, force la tête à s'incliner sur le sternum et fait fonctionner l'appareil de rupture.

33. Au sortir de l'œuf, la larve, revêtue de l'amnios, fait en rampant le trajet strictement nécessaire pour amener à l'air libre la région antérieure de son corps. C'est au niveau du mésonotum que se produit la première déchirure de l'amnios; elle s'étend, pour finir, du bord antérieur du pronotum au bord postérieur du deuxième anneau abdominal.

La tête est dégagée la première à l'exception des antennes. Puis vient le tour des pattes, d'abord les antérieures, puis les moyennes et enfin les postérieures. Ces dernières sont encore engagées dans leur gaine quand commence la manœuvre destinée à libérer les antennes; celles-ci sont saisies par les palpes labiaux et entraînées dans les mouvements de bascule que fait la tête d'avant en arrière.

# ERRATA.

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Page | 14, | ligne | 10, | *au lieu de :* | Ephippigérides, | *lire :* | *Ephippigérides* |
| » | 17 | » | 14 | » | *ov* | » | *od* |
| » | 18 | » | 10, | à partir du bas, *au lieu de :* | medioventrale, | *lire :* | médio-ventrale |
| » | 19 | » | 11, | à partir du bas, » | gaînes, | » | gaines |
| » | 20 | » | 11, | à partir du bas, » | place, | » | plaque |
| » | 24 | » | 13, | *au lieu de :* | à l'extérieur de fibres, | *lire :* | à l'extérieur, de fibres |
| » | 47 | » | 7, | » | *Plattyphyllum*, | *lire :* | *Platyphyllum*. |
| » | 49 | » | 13, | à partir du bas, *au lieu de :* | révision, | *lire :* | revision. |
| » | 49 | » | 4, | à partir du bas, » | GEMBERTON, | *lire :* | PEMBERTON |
| » | 52 | » | 14, | à partir du bas, » | DEWITT, | *lire :* | DEWITZ |
| » | 92 | » | 1, | à partir du bas, ajouter : (p. 125). | | | |
| » | 125 | » | 16, | *au lieu de :* | XAMBEU (03), | *lire :* | XAMBEU (04) |
| » | 126 | » | 7, | à partir du bas, *au lieu de :* | BERTKAU (77), | *lire :* | BERTKAU (76) |
| » | 182 | » | 8, | *au lieu de :* | la femelle des, | *lire :* | la femelle du |
| » | 184 | » | 11, | » | XAMBEU (03), | *lire :* | XAMBEU (04) |
| » | 187 | » | 1, | » | II. Protection de l'œuf, | *lire :* | § II. Protection de l'œuf |
| » | 196 | » | 2, | à partir du bas, *au lieu de :* | *Locustiens*, | *lire :* | Locustiens. |
| » | 204 | » | 7, | à partir du bas, *au lieu de :* | ils font partie, | *lire :* | elles font partie |
| » | 208 | » | 15, | *au lieu de :* | médioventrale, | *lire :* | médio-ventrale |
| » | 209 | » | 13, | à partir du bas, *au lieu de :* | antérolatéral, | *lire :* | antéro-latéral. |
| » | 210 | » | 1, | *au lieu de :* | précédent, | *lire :* | précédent, |
| » | 212 | lignes | 5 et 8, | *au lieu de :* | la surface convexe, | *lire :* | le côté convexe |

# LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

*Cette liste ne contient que les travaux directement consultés et indiqués dans le texte, à la suite du nom de l'auteur, par les deux derniers chiffres de la date de publication.*


1905 *Bérenguier, P.* : Notes Orthopterologiques. I. La Magicienne dentelée. *Saga serrata;* Bulletin de la Soc. d'Études des Sc. Nat. de Nîmes, 33e année

1907 » Notes Orthoptérologiques. II. Biologie de l'*Isophya Pyrenæa*, var. *Nemausensis*. III. Observations sur les mues de quelques Locustaires; Bulletin de la Soc. d'Études des Sc. Nat. de Nîmes, 35e année.

1908 » Notes Orthoptérologiques. IV, V, VI, VII; Bulletin de la Soc. d'Études des Sc. Nat. de Nîmes, 36e année.

1882 *Berlese, A.* : Ricerche sugli organi genitali degli Ortotteri *(Mantidæ, Locustidæ, Gryllidæ, Gryllotalpidæ, Truxalidæ, Acrydiidæ)*; Accad. dei Lincei Mem., vol. 11.

1906 » Sopra una anomalia negli organi sessuali esterni femminei di *Locusta viridissima* L.; Redia, vol. 3, fasc. 2.

1909 » Gli Insetti; Milano.

1876 *Bertkau, P.* : Ueber das Eierlegen der Locustiden; Sitz. v. Natur. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. Bonn. Bd. 33.

1877 *Bolivar, I.* : Sinopsis de los Ortopteros de España y Portugal; An. Soc. Esp. de Hist. nat., vol. 6.

1888 *Boutan, L.* : Quelques détails sur les mœurs de l'*Ephippiger (Ephippiger rugosicollis* Serv.); Rev. Biol. du Nord, vol. 1

1880 *Brehm, A. E.*, et *Kunckel d'Herculais, J.* : Les Insectes ....; Paris.

1905 *Brèthes, J.* : Biologia del *Dasyscelus normalis* Brunn.; An. del Museo Nacional de Buenos Aires, vol. 12.

1836 *Brullé, A.* : Histoire Naturelle des Insectes; Paris.
1876 *Brunner von Wattenwyl, C.* : Die morphologische Bedeutung der Segmente speciell des Hinterleibes bei den Orthopteren; Zeitschr. d. K. K. zool. bot. Ges. in Wien.
1882 « Prodromus der Europäischen Orthopteren; Leipzig.
1838 *Burmeister, H.* : Handbuch der Entomologie; Berlin
1919 *Cappe de Baillon, P.* : Sur l'existence, chez les Locustiens et les Grilloniens, d'un organe servant à la rupture du chorion au moment de l'éclosion; C R. Acad. Sc., Paris.
1838 *Carus, C. G* : Traité élémentaire d'anatomie comparée; Bruxelles.
1840 *Castelnau* : Histoire naturelle des Insectes.
1911 *Cholodkovsky, N.* : Zur Kenntnis des Geschlechtsapparates der Locustiden; La Soc. des Nat. et des Amis de la Nat. en Crimée, Bull., vol. 1.
1913 *Comstock, J. H.*, a. *A. B.* : A manual of the study of Insects; Ithaca, N. Y.
1850 *Coquerel, Ch* : Note sur quelques insectes (Coléoptères) recueillis à Lisbonne et sur des Sauterelles qui pondent leurs œufs dans le bois; Ann. Soc. Ent de France, s. 2, vol. 8.
1911 *Cuénot, L.* : Le *Cyrtaspis scutata* (Orth. Locust.). Sa présence à Arcachon. Géonémie. Homochromie; Arch. de Zool. exp. et gén., t. 54.
1875 *Dewitz, H.* : Ueber Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopt. und der grünen Heuschrecke; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25.
1841 *Dufour, L.* : Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, Hyménoptères et les Neuroptères; Mém. de l'Acad. des Sc., t. 7.
1879-1905 *Fabre, J. H.* : Souvenirs entomologiques; Paris.
1896 » Étude sur les Locustiens; Ann. d. Sc. Nat, t. 1.
1896 *Fénard, A.* : Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des *Orthoptères;* Bull. Scient. de la France et de la Belgique. t. 29.
1853 *Fischer, L. H.* : Orthoptera Europæa; Lipsiæ
1880 *Fitch, E. A.* : Insects bred from *Cynips kollari* galls; Ent., t. 13.
1771 *Geer, (de)* : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes; Stockholm.
1904 *Gillette, C. P.* : Copulation and ovulation in *Anabrus simplex* Hald.; Ent. News Philad, t. 15.
1876 *Girard, M.* : Traité d'Entomologie; Paris.
1868 *Graber, V.* : Die Entwicklungs-stadien der Orthoptera saltatoria Latr. im allgemeinen und der *Platycleis grisea* insbesondere; Vukovar.

1870 *Graber, V.* : Die Aehnlichkeit im Baue der äusseren weiblichen Geschlechtsorgane bei den Locustiden und Akridiern dargestellt auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte; Sitzb. d k. Akad. d. Wissensch. i. Wien, Bd. 61.

1877 » Die Insekten; München.

1896 *Green, E. E.* : Eggs of some species of Locustidæ from Ceylon; Trans. Ent. Soc. London.

1868 *Hagen, H.* : Proc. of the Boston Soc. Nat. Hist., vol. 11

1904 *Hancock, J. L.* : The oviposition and carnivorous habits of the green meadowgrasshopper (*Orchelimum glaberrimum* Burm.); Psyche, t 11.

1904 *Henneguy, L. F.* : Les Insectes; Paris.

$1896_a$ *Heymons, R.* : Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten; Morphol Jahrb., Bd. 24

$1896_b$ » Ueber die abdominalen Körperanhänge bei den Insekten; Biol. Centralbl., Bd. 16.

1915 *Horton, J. R.*, et *Pemberton, C. E.* : Katydids injurious to oranges in California; U.-S. Depart. of Agric Bull. 256.

1850 *Jacquelin-Duval, C.* : Observations sur les mœurs de la *Meconema varia* (Orthoptères) qui pond les œufs dans l'écorce d'un ormeau; Ann. Soc. Ent de France, s. 2, t. 8.

1893 *Kolbe, H. J.* : Einführung in die Kenntniss der Insekten; Berlin.

$1884_a$ *Korschelt, E.* : Ueber die Bildung des Chorions und der Mikropylen bei den Insekteneiern; Zool. Anz., 7. Jahrg.

$1884_b$ » Die Bildung des Chorions bei einigen Wasserwanzen; Zool. Anz., 7. Jahrg.

$1887_a$ » Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten; Nov. Act. Leop. Carol. Akad., Bd. 51.

$1887_b$ » Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 45.

1873 *Krauss, H.* : Beitrag zur Orthopteren-Fauna Tirols; Verh. d k. k. zool. bot. Ges. in Wien, Bd. 23.

1852 *Lacaze-Duthiers, H.* : Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes; Ann. des Sc. nat., 3e série, Zool., t. 17.

1838 *Lacordaire, Th.* : Introduction à l'Entomologie; Paris

1855 *Leuckart, R.* : Ueber die Mykropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern; Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1855.

1859 *Leydig, F.* : Zur Anatomie der Insecten; Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1859.

1871 » Beiträge und Bemerkungen zur württembergischen Fauna; Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrg. 27.

1868 *Milne-Edwards, M. H.* : Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée.

1902 *Monti, R.* : Contributo alla conoscenza della *Dolichopoda geniculata* (O. G. Costa); Milan.

1901 *Morgan, H. A.* : The differential grasshopper in the Mississipi Delta other common species; Miscell. results of the Worth of the Division of Entom., Washington.

1898 *Packard, A. S.* : A Text-Book of Entomology; New-York.

1898 *Pantel, J.* : Sur le clivage de la cuticule, en tant que processus temporaire ou permanent; C. R. Acad. Sc., Paris.

1919 » Le calcium dans la physiologie normale des Phasmides (Ins. Orth.) : œuf et larve éclosante; C. R. Acad. d. Sc., Paris

1919 *Pantel, J.*, et *de Sinéty, R.* : Sur le nombre des stades postembryonnaires chez les Phasmides, leur fusion et leur dédoublement; Tijdschr. v. Entomologie, deel 62.

1911 *Perez, St.* : Osservazioni sulla nidificazione dell' *Ephippiger rugosicollis* Ramb. e del *Caloptenus italicus* Lin. (Ortotteri); Giorn. di Sc. Nat. ed Econ., vol. 28.

1876 *Perris, E.* : Nouvelles promenades entomologiques; Ann. Soc. Ent. de Fr., t. 6.

1908 *Peyerimhoff, P. (de)* : Sur l'éclosion et la ponte d'*Ephippiger confusus* Finot.; Ann. Soc. Ent. de France, vol. 77.

1895 *Peytourcau, A.* : Contribution à l'étude de la Morphologie de l'armure génitale des Insectes; Paris.

1909 *Piéron, H.* : A propos de la biologie des Ephippigères; Feuille des Jeunes Nat

1839 *Ratzeburg, J. T. C.* Die Forst-Insecten; Berlin.

1874 *Riley, C. V.* : Katydids (Ord. Orthoptera; Fam. Locustidæ); Sixth Ann. Rep. on the nox. ben. and other Insects of the St of Missouri, Jefferson City.

1868 *Scudder, S. H.* : Proc. of the Boston Soc. Nat. Hist., vol. 11.

1839 *Serville* : Histoire naturelle des Insectes Orthoptères. Paris.

1849 *Siebold, C. Th. (de)* et *Stannius, H.* Anatomie comparée; Paris, 1849. Traduit de l'allemand par A. Spring et Th. Lacordaire.

1903 *Snodgrass, R. E.* : Notes on the internal anatomy of *Peranabrus scabricollis* (Thom.); Journ. N.-Y. Ent. Soc., vol. 11.

1905 » The Coulee Cricket of central Washington (*Peranabrus scabricollis* Thomas); Journ. N.-Y. Ent. Soc., vol. 13.

1909 *Torka, V.* : Ein Kieferninsekt aus der Ordnung der Orthopteren; Zeitschr. wiss. Insektenbiol., Bd. 5.

1908 *Tümpel, R.* : Die Geradflügler Mitteleuropas; Gotha.

1896 *Verhoeff, C.* : Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden; Zool. Anz., Bd. 19.

1897 » Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden; Zool. Anz., Bd. 20.

1891 *Verson, E.*, et *Bisson, E.* : Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx Mori*; Publicaz. d. R. Staz. bacolog. di Padova, 1891.

1890a *Wheeler, W.* : Note on the oviposition and embryonic development of *Xiphidium ensiferum* Scud.; Insect Life, vol. 2.

1890b » Ueber ein eigenthümliches Organ im Locustidenembryo; Zool. Anz., Bd. 13.

1893 » A contribution to Insect Embryology; J. Morph., vol. 8.

1904 *Xambeu* : Mœurs et Métamorphoses des Insectes; Ann. Soc. Linn. de Lyon, t. 50.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

*Les nombres entre crochets indiquent les pages du mémoire où il est question de la figure.*

## PLANCHE I.

### Fig. 1-17. *Chambre périvulvaire et dépendances.*

FIG. **1**. *Locusta viridissima* L., extrémité abdominale d'une femelle adulte, traitée par une solution de potasse caustique à 25 % et étalée sur la face ventrale après incision médio-dorsale; ensemble des organes de l'appareil génital femelle d'origine ectodermique. — *act*, acrotergite du neuvième segment; — *al*, apophyses latérales; — *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *c*, cerques; — *ga*, glande annexe de l'ovipositeur; — *ovp*, ovipositeur; — *pcv*, plafond de la chambre périvulvaire; — *ps*, plaque sous-génitale; — *sp*, spermathèque; — *VII*, *VIII*, *IX*, *X*, tergites (19, 20, 29, 51, 58).

FIG. **2**. *Locusta viridissima* L., extrémité abdominale d'une femelle sacrifiée aussitôt après la dernière mue; ensemble de l'appareil génital vu par la face dorsale. Le contour des segments est indiqué par un trait pointillé. — *act*, acrotergite du neuvième segment; — *al*, apophyses latérales sectionnées à la base; — *am*, apophyse médiane; — *c*, cerques; — *ga*, glande annexe de l'ovipositeur; — *go*, glandes annexes de l'oviducte commun; — *od*, oviductes; — *ov*, ovaires; — *ovp*, ovipositeur; — *sp*, spermathèque; — $\varepsilon$, $\eta$, $\theta$, $\iota$, $\sigma$, $\pi$, muscles (1); — *VII*, *VIII*, *IX*, *X*, tergites (19, 22, 27, 29, 34, 36, 51, 57).

FIG. **3**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de l'extrémité abdominale d'une femelle sacrifiée une demi-heure après la dernière mue; la coupe intéresse le débouché d'une glande annexe de l'oviducte commun, *go*. — *fm*, fibres musculaires; — *g*, ganglion anal; — *go*, glande annexe de l'oviducte commun; — *oc*, oviducte commun; — *od* oviductes; — *t*, téguments; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, troncs trachéens; — $\sigma$, $\pi$, muscles. — Liq. picro-acétique. — $a_1 \times 3$ (22, 24, 27).

(1) Les muscles de l'armature génitale sont désignés dans toutes les figures par les mêmes lettres; on en donnera la liste détaillée dans la légende de la Fig. **23**, relative au *Locusta viridissima*.

FIG. 4. *Locusta viridisssima* L., coupe transversale du même individu passant par le point où se réunissent les oviductes pour former la portion impaire de l'oviducte commun. — *c*, cloison médiane divisant en deux parties la cavité tubulaire de l'oviducte commun; la cloison est sur le point de s'ouvrir dans sa région moyenne; — *da*, diverticules antéro-latéraux de la chambre périvulvaire; — *g*, ganglion anal (coupe tangentielle de son extrémité distale); — *oc*, oviducte commun; — *t*, téguments; — *ta*, tissu adipeux; — *tm*, tunique musculaire de l'oviducte commun; — *tr*, troncs trachéens. — Même traitement et même grossissement (23, 24, 29).

FIG. 5. *Locusta viridissima* L., coupe transversale du même individu menée au voisinage du niveau où la portion impaire de l'oviducte commun s'ouvre pour constituer la vulve. — *cl*, coussinet latéral formé par un repli de la paroi interne de la plaque sous-génitale; — *cpv*, chambre périvulvaire; — *da*, diverticules antéro-latéraux de la chambre périvulvaire sur le point de se fusionner sur la ligne médiane; — *fn*, faisceaux de cordons nerveux issus du ganglion anal; — *oc*, oviducte commun; — *t*, téguments, — *ta*, tissu adipeux; — *tm*, tunique musculaire; — *tr*, trachées; — *vi*, extrémités antérieures des valvules inférieures; — 0, muscle. — Même traitement et même grossissement (23, 24, 33, 52).

FIG. 6. *Locusta viridissima* L., portion d'une coupe transversale de la région antérieure de l'oviducte commun pratiquée chez une femelle sacrifiée une heure après la dernière mue. — *d*, denticules de la paroi interne de l'organe; — *e*, épithélium; — *fc*, fibres musculaires circulaires; — *fl*, fibres musculaires longitudinales; — *fo*, fibres musculaires obliques; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées. — Liq. picro-acétique. — E × 3 (24).

## PLANCHE II.

FIG. 7. *Locusta viridissima* L., portions de coupes transversales de la glande annexe de l'oviducte commun, en *A*, d'une femelle venant d'effectuer sa dernière mue, en *B*, d'une femelle âgée. — *e*, épithélium sécréteur; — *fm*, fibre musculaire; — *v*, vacuoles. — Liq. picro-acétique — Apochr. 2. 1.30 × 6 (27, 28).

FIG. 8. *Locusta viridissima* L., partie d'une coupe transversale de la paroi interne et dorsale de la chambre périvulvaire d'un individu fixé une heure après la dernière mue; ensemble d'un appareil glandulaire hypodermique. — *c*, canalicule excréteur de la glande; — *e*, épithélium; — *n*, noyaux secondaires; — *ns*, noyau de la cellule sécrétrice; — *tr*, trachée; — *v*, vacuole. — Liq. picro-acétique. — Apochr. 2. 1.30 × 8 (30, 31).

FIG. 9. *Locusta viridissima* L., partie inférieure d'une coupe transversale de

l'abdomen d'un Insecte sacrifié une demi-heure après la dernière mue; la coupe passe par le débouché de la spermathèque dans la chambre périvulvaire. — *c*, coupole au sommet de laquelle s'ouvre le conduit de la spermathèque; — *cl*, coussinet latéral formé par un repli de la paroi interne de la plaque sous-génitale; — *cpv*, chambre périvulvaire; — *cs*, portion terminale du conduit de la spermathèque; — *fn*, faisceau de cordons nerveux dépendant du ganglion anal; - *l*, lacune sanguine; — *ps*, plaque sous-génitale sur le point de s'individualiser; — *t*, téguments; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées; — *v*, vulve dont les deux lèvres sont comprimées par les parois de la coupole spermathécale; — *vi*, valvules inférieures ou ventrales; — $\eta$, muscle. — Liq. picro-acétique. — $a_2 \times 3$ (22, 23, 34, 35, 36, 37, 56, 160, 163).

FIG. **10**. *Locusta viridissima* L., partie inférieure d'une coupe transversale du même individu menée à quelques $\mu$ en arrière de la précédente. — *al*, apophyse latérale; — *cl*, coussinet latéral formé par un repli de la paroi interne de la plaque sous-génitale; — *fc*, fibres musculaires croisées; — *fn*, faisceau de cordons nerveux; — *l*, lacune sanguine; — *ps*, plaque sous-génitale; — *sp*, spermathèque; — *t*, téguments; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures; — $\alpha$, $\gamma$, $\delta$, $\zeta$, faisceaux musculaires. — Même traitement et même grossissement (22, 23, 36, 37, 50, 56, 58).

FIG. **11**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, portion inférieure d'une coupe transversale de l'abdomen d'une femelle fixée vingt minutes après la dernière mue; la coupe passe à 216 $\mu$ en arrière de la jonction apparente des oviductes sur la ligne médiane. — *cs*, conduit de la spermathèque; la lumière du canal est sur le point de s'élargir; — *da*, diverticule antérieur, unique, de la chambre périvulvaire; sa présence isole complètement l'oviducte commun du plafond de la chambre. — *fn*, faisceau de cordons nerveux dépendant du ganglion anal; — *oc*, oviducte commun; — *sp*, spermathèque; — *ta*, tissu adipeux; — *tm*, tunique musculaire de l'oviducte commun; — *tr*, trachées. — Liq. picro-acétique. — $a_2 \times 3$ (36, 37).

FIG. **12**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, spermathèque isolée et vue par la face latérale gauche. — $cs_1$, portion rétrécie du conduit de la spermathèque; — $cs_2$, portion terminale dilatée; — *r*, réservoir de la spermathèque. — $a_2 \times 3$ (37).

FIG. **13**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, portion inférieure d'une coupe transversale de l'abdomen d'une femelle sacrifiée vingt minutes après la dernière mue; la coupe intéresse le débouché du conduit de la spermathèque dans le plafond de la chambre périvulvaire. — *cpv*, chambre périvulvaire communiquant largement sur les côtés avec l'extérieur; — $cs_1$, portion terminale dilatée du conduit de la spermathèque; — *fm*, faisceaux musculaires; — *fn*, faisceaux de cordons nerveux; — *ps*, plaque sous-génitale; — *ta*, tissu adipeux; — *tm*, tunique musculaire du conduit séminal; — *tr*, trachées; — *v*, vulve. — Liq. picro-acétique — $a_2 \times 3$ (25, 37)

FIG. **14**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, portion d'une coupe transversale de la paroi du réservoir séminal d'un individu âgé. — *cu*, cuticule; — *e*, épithélium; — *tm*, tunique musculaire. — Liq. picro-acétique. - E $\times$ 3 (37)

## PLANCHE III.

FIG. **15**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, portion inférieure d'une coupe sagittale de l'abdomen d'une femelle adulte; chambre périvulvaire et dépendances. — *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *cpv*, chambre périvulvaire; — *cs*, conduit séminal; — *da*, diverticule antérieur de la chambre périvulvaire; — *ef*, épithélium festonné de la pièce basilaire; — *fm*, fibres musculaires; - *ga*, glande annexe de l'ovipositeur; — *oc*, oviducte commun; — *pb*, pièce basilaire impaire de la fourche rudimentaire; — *ps*, plaque sous-génitale; — *s*, anneau de fibres musculaires formant le sphincter du conduit de la spermathèque; — *sp*, appareil spermathécal : à gauche, coupe transversale du cæcum; à droite, coupe longitudinale de la partie vésiculaire; — *ta*, tissu adipeux; — *tm*, tunique musculaire de l'oviducte commun; — *v*, vulve; — *vi*, valvule inférieure droite dont les contours sont indiqués par un trait pointillé; — *vs*, valvule supérieure dessinée de la même manière. — Alcool acétique au sublimé. — $a_2 \times 3$ (26, 40, 41, 63, 81, 192).

FIG. **16**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, appareil spermathécal isolé vu par la face dorsale. — *c*, cæcum; — *vc*, vésicule. Le conduit commun est complètement enfoui dans l'épaisseur des tissus; le trajet en est indiqué par deux traits parallèles pointillés. — $a_2 \times 3$, réd. 1/2 (40).

FIG. **17**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, portion d'une coupe transversale du cæcum de l'appareil spermathécal. — *ch*, chitine homogène et transparente. Au contact de l'épithélium et sur sa face interne, dans sa région périphérique et sur son bord intracavitaire, l'énorme cuticule présente une homogénéité moindre qui se traduit par une affinité plus grande pour les colorants; cette double zone est rendue visible dans le dessin par une teinte plus sombre; — *e*, épithélium chitinogène. — Alcool acétique au sublimé. — E × 1 (40).

### FIG. **18-28**. *Régions internes de l'ovipositeur.*

FIG. **18**. *Locusta viridissima* L., moitié droite de l'extrémité abdominale d'une femelle adulte, après traitement préalable par une solution de potasse à 25 %; vue d'ensemble des pièces de l'armature génitale interne du côté droit. — *a*, anus; — $a_1$, $a_2$, $a_3$, $a_4$, $a_5$, apodèmes; — *act*, acrotergite du neuvième segment; — *al*, apophyse latérale; — *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *c*, cerques; — *ps*, plaque sous-génitale; — *vi*, valvule inférieure; — *vm*, valvule interne; — *vs*, valvule supérieure; — *VIII*, *IX*, *X*, tergites (51, 52, 53, 54, 56, 147, 148).

FIG. **19**. *Locusta viridissima* L., extrémité abdominale d'une femelle adulte, traitée par une solution de potasse à 25 % et étalée sur la face ventrale après incision médio-dorsale; ensemble des pièces de l'armature génitale interne vu par la face dorsale; la valvule inférieure gauche a été repliée sous l'abdomen. — *fo*, fenêtres ovales de la pièce basilaire impaire; — *ga*, glande annexe de l'ovipositeur. — Le reste comme dans la figure précédente (51, 52, 53, 57, 58, 70, 71, 150, 174, 192).

FIG. **20**. *Conocephalus mandibularis* CHARP., section transversale de l'articulation de la valvule inférieure gauche avec la base de l'acrotergite du neuvième segment. — *c*, canalicules de glandes hypodermiques; — *cm*, chitine molle; — *vi*, valvule inférieure; — $\gamma$, faisceau musculaire. — Liq. picro-acétique. — A × 3 (53, 55).

FIG. **21**. *Saga serrata* FABR., portion supérieure d'une coupe transversale de l'ovipositeur, passant par les points d'articulation des branches postérieures de l'apophyse médiane avec le bord supérieur des valvules dorsales. — *am*, apophyse médiane; — *cm*, chitine molle; — *vin*, bord supérieur commun des valvules internes; — *vs*, bord supérieur des valvules dorsales. — Sublimé. — $a_2$ × 1 (54).

FIG. **22**. *Saga serrata* FABR., portion médiane d'une coupe transversale de l'abdomen, intéressant les points d'articulation de l'apophyse transverse avec le bord inférieur des valvules dorsales. — *at*, apophyse transverse; — *cm*, chitine molle; — *vin*, extrémité antérieure des bords inférieurs des valvules internes; — *vs*, extrémité antérieure des bords inférieurs des valvules dorsales. — Sublimé. — $a_2$ × 1 (54).

FIG. **23**. *Locusta viridissima* L., moitié droite de l'extrémité abdominale d'une femelle adulte; vue d'ensemble, légèrement schématisée, des muscles du côté droit de l'armature génitale. Pour plus de clarté, le contour des parties chitinisées a été indiqué par un trait pointillé. — $a_1$, $a_2$, $a_3$, $a_4$, $a_5$, apodèmes; — *act*, acrotergite du neuvième segment — *al*, apophyse latérale; — *am*, apophyse médiane; — *at*, apophyse transverse; — *c*, cerques; — *ps*, plaque sous-génitale, — *vi*, valvule inférieure; — *vin*, valvule interne; — *vs*, valvule supérieure. — $\alpha$, $\beta$, $\gamma$, $\delta$, muscles moteurs de la valvule supérieure droite; — $\varepsilon$, muscle du côté droit de l'apophyse médiane; — $\zeta$, muscle de l'extrémité droite de l'apophyse transverse; — $\eta$, $\theta$, muscles des valvules inférieures; — $\iota$, bride musculaire droite reliant le sommet de la coupole spermathécale à la paroi abdominale du côté droit; — $\varkappa$, $\lambda$, muscles de la fourche; — $\mu$, $\nu$, muscles des huitième et neuvième tergites; — $o$, bride musculaire reliant le côté droit du plafond de la chambre périvulvaire au bord antérieur du septième sternite; — $\xi$, muscle de l'oviducte commun; — *VIII*, *IX*, *X*, tergites (55, 56, 57, 149, 152, 158, 175, 176).

## PLANCHE IV.

FIG. **24**. *Locusta viridissima* L., portion inférieure d'une coupe transversale de l'abdomen d'une femelle sacrifiée une demi-heure après la dernière mue; la coupe a été faite immédiatement en arrière de l'apophyse transverse et passe par le débouché de la glande annexe dans la cavité interne de l'ovipositeur. — *al*, apophyse latérale; — *at*, apophyse transverse; — *fm*, fibres musculaires; — *fn*, cordons nerveux dépendant du ganglion anal; — *ga*, glande annexe de l'ovipositeur dont la partie basale, à cuticule épaisse et à tunique musculaire développée, débouche

au sommet d'une papille, entre les deux valvules inférieures. — *l*, lacune; — *ps*, lobes terminaux de la plaque sous-génitale; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures ou ventrales non encore complètement individualisées. — Liq. picro-acétique. — $a_2$ × 3 (22, 59, 60, 69).

FIG. **25**. *Locusta viridissima* L., portion inférieure d'une coupe sagittale de l'extrémité abdominale d'une larve sur le point d'effectuer sa seconde mue, le dépouillement de l'amnios non compté. — *at*, apophyse transverse à peine ébauchée; — *cpv*, chambre périvulvaire. — *d*, dépouille détachée de la nouvelle enveloppe tégumentaire; — *g*, ganglion anal; — *ga*, glande annexe en formation; — *œ*, œnocytes; — *ovp*, ovipositeur; — *ps*, plaque sous-génitale; — *sp*, spermathèque en voie de développement; — *ta*, tissu adipeux; — *vi*, valvule inférieure; — *vin*, valvule interne; ces deux valvules n'ayant pas été entamées par le rasoir, sont vues par la face interne. — Liq. picro-acétique. — A × 3 (21, 34, 59, 63).

FIG. **26**. *Locusta viridissima* L., portion d'une coupe transversale de la glande annexe de l'ovipositeur chez un individu âgé. — *c*, canalicules glandulaires; — *cc*, cellule chitinogène; — *cg*, cellule glandulaire. — *cu*, cuticule; — *tm*, tunique musculaire; — *v*, vésicule collectrice. — Liq. picro-acétique. — E × 3 (60, 61).

FIG. **27**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, portion d'une coupe transversale de la paroi de la glande annexe de l'ovipositeur chez une femelle adulte. — *c*, canalicule glandulaire; — *cc*, cellule chitinogène; — *cg*, cellule glandulaire; — *cu*, cuticule — *tm*, tunique musculaire; — *v*, vésicule collectrice. — Liq. picro-acétique. — E × 3 (61, 192).

FIG. **28**. *Conocephalus mandibularis* Charp., coupe transversale de la glande annexe de l'ovipositeur. — *cg*, cellule glandulaire; — *cu*, cuticule; — *fs*, fibrilles de soutien; — *tm*, tunique musculaire. — Liq. picro-acétique. — Apochr. 2 1.30 × 6 (62).

## Fig. **29-66**. *Parties externes de l'ovipositeur; les valvules.*

FIG. **29**. *Gryllacris sp.*, extrémité abdominale d'une larve femelle — probablement au stade de subimago — montrant la forme particulière de l'ovipositeur, dont les valvules inférieures sont encore visibles sur la majeure partie de leur longueur. — *c*, cerques; — *vi*, valvules inférieures; — *vs*, valvules supérieures (68).

FIG. **30**. *Locusta viridissima* L., portion de coupe longitudinale de la valvule inférieure droite d'une larve sur le point d'opérer sa cinquième mue. Les coupes ont été pratiquées suivant un plan tangentiel à la face ventrale de l'Insecte, de manière à intéresser à la fois les deux valvules ventrales; la présence des trachées indique le niveau de l'apophyse génitale auquel est empruntée la figure. — $c_1$ ancienne cuticule détachée de la nouvelle couche cuticulaire; elle forme le fourreau de l'ovipositeur du stade suivant; — $c_2$, nouvelle cuticule plissée en accordéon et prête à se déployer; — *e*, épithélium tégumentaire dont le cytoplasme a été légèrement contracté par l'action des réactifs; — *fe*, *fi*, faces externe et interne de la

valvule recouvertes d'une cuticule d'épaisseur inégale; — *l*, lacune sanguine. — *tr*, trachée prête à subir l'allongement que lui imposera le déploiement de l'organe; à l'intérieur, on aperçoit la dépouille de l'ancienne trachée. — Liq. picro-acétique. — A × 4 (69, 79).

FIG. **31**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de la base de l'ovipositeur d'un Insecte sacrifié une demi-heure après la dernière mue; la coupe intéresse en plein l'espace triangulaire visible à la base des valvules supérieures du côté dorsal. — $a_1$, apodème; — *am*, apophyse médiane; — *bi*, bord inférieur des valvules internes; — *bs*, bord inférieur des valvules dorsales; — *cn*, cordon nerveux; — *fc*, fibres musculaires croisées; — *ga*, glande annexe; — *l*, lacune sanguine; — *m*, membrane recouvrant l'espace triangulaire délimité par les bords supérieurs des valvules dorsales; — *ps*, extrémités des lobes postérieurs de la plaque sous-génitale; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures, individualisées; — *vs*, bord supérieur des valvules dorsales; — ε, ζ, faisceaux musculaires. — Liq picro-acétique. — $a_2$ × 3 (22, 70, 79, 176).

FIG. **32**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de la base de l'ovipositeur du même individu; la coupe passe dans la région moyenne de la pièce basilaire impaire. — *cn*, cordon nerveux; — *e*, épithélium; — *fo*, fenêtre ovale; — *l*, lacunes sanguines; — *pb*, pièce basilaire impaire; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures; — *vin*, valvules internes non encore individualisées; la soudure de leurs bords supérieurs sur la ligne médiane forme la pièce basilaire impaire; l'espace compris entre leur bord supérieur commun et leurs bords inférieurs porte ici le nom de fenêtre ovale; — *vs*, valvules supérieures encore solidaires de la pièce basilaire impaire; — ε, faisceaux musculaires. — Même traitement et même grossissement (57, 70, 72, 79, 165).

FIG. **33**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de l'ovipositeur du même Insecte passant par le point où la pièce basilaire impaire se divise en deux pour constituer les valvules internes. — Même légende que la figure précédente; même traitement et même grossissement (70, 158).

## PLANCHE V.

FIG. **34**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *c*, cuticule; — *cn* cordon nerveux; — *d*, denticules; — *e*, épithélium; — *l*, lacune sanguine; — *t*, tractus interpariétaux; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures ou ventrales; — *vin*, valvules internes; — *vs*, valvules supérieures. — Liq. picro-acétique. — A × 1 (71, 79 82, 158, 169, 171).

FIG. **35**. *Decolya visenda* Bol., coupe transversale de l'ovipositeur d'un Insecte adulte; la coupe intéresse l'extrémité distale de la pièce basilaire impaire. — *pb*,

pièce basilaire impaire dont la paroi dorsale est considérablement renforcée dans cette région; — *vi*, valvules inférieures dont le bord supérieur porte, du côté de l'extérieur, une crête très accentuée sur le flanc de laquelle s'appuie le bord inférieur des valvules dorsales. — *vs*, valvules supérieures. La valvule droite porte, sur la face interne de son bord supérieur, une saillie à laquelle correspond une cavité sur la valvule du côté opposé; l'ensemble constitue un assemblage supplémentaire des pièces de l'ovipositeur. — Pièce desséchée traitée par une solution de potasse à 25 %. — A × 1 (71, 73, 76).

FIG. **36**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, coupe transversale de l'ovipositeur d'un Insecte sacrifié vingt minutes après la dernière mue; la coupe a été faite au même niveau que celle représentée par la FIG. **32** relative au *Locusta viridissima*, c'est-à-dire dans la région moyenne de la fenêtre ovale. Mais tandis que chez le *Locustide* les deux valvules internes sont encore soudées en une seule pièce, la pièce basilaire impaire, chez le *Phanéroptéride* étudié, elles sont déjà nettement séparées. — *cn*, cordon nerveux; — *fo*, fenêtre ovale; — *l*, lacune sanguine; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures; — *vin*, valvules internes soudées aux valvules supérieures; — *vs*, valvules supérieures; — *z*, muscle de la fourche. — Liq. picro-acétique — A × 1 réd. 8/10 (72, 172).

FIG. **37**. *Odontura spinulicauda* Kamb., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *c*, cuticule; — *cn*, cordon nerveux; — *e*, épithélium; — *l*, lacune sanguine; — *p*, poil sensoriel; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures; — *vin*, valvules internes; — *vs*, valvules supérieures. — Alcool à 95°. — A × 1 réd. 9/12 (72, 82, 173).

FIG **38**. *Phaneroptera falcata* Scop., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *c*, cuticule; — *cm*, chitine molle; — *cn*, cordon nerveux; — *e*, épithélium; — *ep*, épines du bord supérieur des lamelles dorsales; — *l*, lacune sanguine; — *p*, poils sensoriels; — *tr*, trachées; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures de l'ovipositeur. — Liq. picro-acétique. — A × 1 réd. 9/11 (73, 82, 83, 88, 172, 173).

FIG. **39**. *Meconema varium* Fabr., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *c*, cuticule; — *cn*, cordon nerveux; — *e*, épithélium; — *l*, lacune sanguine; — *t*, tractus interpariétaux; — *tr*, trachées; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures de l'ovipositeur. — Liq. picro-acétique. — A × 3 réd. 8/10 (73, 83, 158, 169).

FIG. **40**. *Pseudophyllanax imperialis* Mont., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Pièce desséchée traitée par une solution de potasse à 25 %. — $a_2$ × 3 réd. 4/10 (73, 83).

FIG. **41**. *Sathrophyllia rugosa* L., coupe transversale de la partie basale de l'ovipositeur d'un Insecte adulte; la coupe intéresse la région moyenne de la pièce

basilaire impaire. — *c*, chambre creusée dans l'épaisseur des valvules dorsales et s'ouvrant, par une fente longitudinale, entre les deux bords inférieurs des valvules internes et dorsales; — *m*, muscles; — *pb*, pièce basilaire impaire; — *r*, baguette chitinisée renforçant la paroi ventrale de la pièce basilaire; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures; — *vs*, valvules supérieures soudées à la pièce basilaire; — *?*, coagulum de nature inconnue. — Pièce desséchée traitée par une solution de potasse à 25 %. — $a_1$ × 3 réd. 8/10 (74, 88).

FIG. **42**. *Sathrophyllia rugosa* L., coupe transversale de la même pièce passant par le point où la pièce basilaire se divise en deux valvules. — *r*, *r'*, ourlets chitinisés formés par le dédoublement de la baguette renforçant la paroi inférieure de la pièce basilaire; — *vin*, valvules internes. — Même traitement et même grossissement (74).

FIG. **43**. *Sathrophyllia rugosa* L., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur. — *p*, piliers de renforcement; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Même traitement et même grossissement (74, 83, 171).

FIG. **44**. *Conocephalus mandibularis* Charp., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *cm*, chitine molle; — *cn*, cordon nerveux; — *cg*, épithélium glandulaire; — *l*, lacune sanguine; — *t*, tractus interpariétaux; — *tr*, trachées; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Liq. picro-acétique. — A × 3, réd. 10/11 (75, 81, 83, 158, 169).

FIG. **45**. *Oxystethus pulcher* Bol., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Alcool. — A × 1, réd. 9/10 (75).

FIG. **46**. *Saga serrata* Fabr., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — La pièce, fixée au sublimé, puis conservée dans l'alcool, a été plus ou moins endommagée par une dessiccation partielle; le contour des valvules, et spécialement celui des valvules inférieures, a nécessité quelques retouches. — $a_1$ × 3, réd. 8/10 (75).

FIG. **47**. *Antaxius Kraussi* Bol., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Pièce desséchée traitée par une solution de potasse à 25 %. — A × 3 (75).

## PLANCHE VI.

FIG. **48**. *Callimenus Pancici* Br., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *p*, poils sensoriels; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Alcool à 95°. — $a_1$ × 1 (75, 88).

FIG. **49**. *Platystolus surcularius* Bol., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Alcool acétique au sublime. — $a_2 \times 3$ (75).

FIG. **50**. *Eugaster Guyoni* Serv., extrémité abdominale d'une femelle adulte vue par la face latérale gauche. L'ovipositeur est, dans sa position naturelle, fortement incliné vers le sol par suite du grand développement des tergites; il a été dessiné dans la position horizontale afin d'en faciliter la comparaison avec l'ovipositeur des autres Insectes. — *c*, cerques; — *ps*, plaque sous-génitale; — *vi*, *vs*, valvules inférieures et supérieures. — Echantillon desséché traité par la potasse (75, 86).

FIG. **51**. *Eugaster Guyoni* Serv., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur du même Insecte, montrant l'indépendance des différentes parties de l'organe. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Pièce desséchée traitée par une solution de potasse à 25 %. — $a_2 \times 3$, réd. 1/2 (76).

FIG. **52**. *Gryllacris Artinii* Griff., extrémité abdominale d'une femelle adulte vue par la face latérale gauche. — *c*, cerques; — *ps*, plaque sous-génitale; — *vi*, *vs*, valvules inférieures et supérieures. — Alcool à 95° (76, 78, 86, 142).

FIG. **53**. *Gryllacris Artinii* Griff., coupe transversale de la base de l'ovipositeur d'un Insecte adulte; la coupe intéresse le niveau où la pièce basilaire impaire s'individualise en se détachant des valvules supérieures. — *pb*, pièce basilaire impaire; — *vi*, valvules inférieures, — *vs*, valvules supérieures articulées avec la pièce basilaire. — Alcool à 95°. — A × 1, réd. 7/9 (76, 78).

FIG. **54**. *Gryllacris abbreviata* Br., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte montrant le mode d'assemblage tout spécial des valvules chez les *Gryllacrides*. — *cn*, cordon nerveux; — *d*, denticules; — *l*, lacune sanguine; — *vi*, valvules inférieures, dont le bord supérieur est creusé d'une gouttière unique où est logée la baguette d'articulation de la valvule interne; — *vin*, valvules internes; — *vs*, valvules supérieures, articulées avec les valvules internes, et dont le bord inférieur prolongé recouvre complètement les valvules inférieures. — Alcool à 95°. — A × 3 (76, 77, 81, 84, 171).

FIG. **55**. *Eremus Decolyi* Bol., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur d'un Insecte adulte. — *d*, denticules; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Alcool à 95°. — A × 3, réd. 8/10 (77, 84, 87, 171).

FIG. **56**. *Dolichopoda Linderi* Duf., coupe transversale de l'ovipositeur d'un Insecte adulte passant par l'unique point d'articulation des valvules dorsales avec les autres pièces. — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes, supérieures. — Alcool à 95°. — A × 1, réd. 8/10 (77, 84, 173).

FIG. **57**. *Dolichopoda Linderi* Duf., coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur du même Insecte. — Légende de la figure précédente — Même grossissement (78, 84).

FIG. **58**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, extrémité abdominale d'une femelle adulte vue par la face latérale gauche. — *c*, cerques; — *vi*, *vs*, valvules inférieures et supérieures. — Formol (78, 142).

FIG. **59**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, valvules du côté droit de l'ovipositeur du même Insecte vues par la face interne. — *pb*, pièce basilaire impaire; — *vi*, valvule inférieure; — *vin*, valvule interne réduite à une petite pointe; — *vs*, valvules supérieures. — Formol (78, 79, 87, 142, 174).

FIG. **60** *Troglophilus neglectus* KRAUSS, coupe transversale de l'ovipositeur du même Insecte menée à une faible distance de l'extrémité distale des valvules internes. — *ef*, épithélium festonné relié à la cuticule par des tractus; — *eg*, épithélium glandulaire couvrant, à ce niveau, toute la face interne des valvules dorsales; — *l*, lacune sanguine; — *t*, tractus interpariétaux; — *ta*, tissu adipeux; — *tr*, trachées; — *vi*, valvules inférieures, portant sur leur bord supérieur une gouttière articulaire unique; celle-ci n'est utilisée sur toute sa longueur que dans les mouvements de protraction des valvules internes; — *vs*, valvules supérieures ou dorsales recouvrant complètement les autres pièces de l'ovipositeur. — Alcool à 95°. — A × 1. réd. 11/13 (78, 81, 82, 84, 169).

FIG. **61**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, coupe transversale de la région moyenne de l'ovipositeur du même Insecte. — *d*, denticules; — *eg*, épithélium glandulaire ne formant plus, à ce niveau, qu'une bande longitudinale au voisinage du bord inférieur des valvules dorsales; — *l*, lacune sanguine; — *p*, poils sensoriels; — *t*, tractus interpariétaux; — *ta*, tissu adipeux; — *vi*, valvules inférieures; — *vs*, valvules supérieures. — Alcool à 95°. — A × 1 (79, 81, 84, 88, 171, 174).

FIG. **62**. *Oryctopus Bolivari* BR., extrémité abdominale d'une femelle adulte vue : en *A*, par la face ventrale, en *B*, par la face latérale droite — *c*, cerques; — *ps*, plaque sous-génitale; — *st*, stigmates; — *vi*, valvules inférieures; *vs*, valvules supérieures. — Formol (79).

## PLANCHE VII.

FIG. **63**. *Phaneroptera falcata* SCOP., coupe transversale de la valve droite de l'ovipositeur; la région de l'assemblage des valvules a seule été dessinée. Cette figure est la reproduction agrandie d'une partie de la FIG. **38**. — *ci*, chitine incolore; — *cm*, chitine molle; — *d*, denticules. — L'aspect denticulé est dû en réalité à la coupe transversale de crêtes parallèles, orientées sensiblement dans l'axe de l'ovipositeur; — *e*, épithélium; — *l*, lacune sanguine; — *p*, poils sensoriels; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Liq. picro-acétique. — E × 1, réd. 1/2 (82, 83, 88, 172).

FIG. **64**. *Troglophilus neglectus* KRAUSS, portion d'une coupe transversale de

la paroi interne de la valvule dorsale gauche de l'ovipositeur d'un Insecte adulte; glandes hypodermiques. — *a*, alvéoles intracuticulaires; — *c*, cuticule; — *ca*, canalicules des glandes hypodermiques; — *h*, hypoderme; — *vc*, vésicules collectrices des glandes hypodermiques. — Alcool acétique au sublimé. — E × 3, réd. 1/2 (84).

FIG. **65** *Gryllacris Artinii* Griff., portion des valvules interne et inférieure gauches de l'ovipositeur vues par la face interne; dentelure des lamelles. — *d*, denticules à pointe orientée vers l'extrémité des lames; — *vi*, valvule inférieure garnie de dents sur toute la largeur; — *vin*, valvule interne; les dents sont localisées au voisinage des bords supérieur et inférieur. — E × 1, réd 1/2 (87).

FIG. **66**. *Conocephalus pallidus* Redt., extrémité de la valvule dorsale droite de l'ovipositeur d'un Insecte adulte, vue par la face extérieure; origines tactiles. — *p*, poils sensoriels; — *vs*, valvule supérieure. — A × 3 (88).

## Fig. 67-102. *Œuf; appareils micropylaire et pneumatique* (1).

FIG. **67**. *Locusta viridissima* L., fragment de chorion emprunté à la surface convexe de l'œuf, non loin de son extrémité postérieure; groupe de micropyles vu de l'extérieur. — *c*, champ polygonal; — *m*, orifice micropylaire; — *o*, ostiole de la chambre polygonale. Par leurs contours légèrement empâtés, les champs polygonaux micropylaires forment, avec les champs voisins différenciés de la même manière, un ensemble auquel on peut donner le nom de « plage micropylaire »; cette plage est partielle; elle ne réunit que trois micropyles. — E × 3 (96, 98, 107).

FIG. **68**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale du chorion de la région micropylaire; un micropyle. — *a*, alvéole ou chambre polygonale; — *ca*, canal interalvéolaire; — *ch*, chorion; — *cn*, canalicule micropylaire; — *m*, orifice micropylaire; — *o*, ostiole de la chambre alvéolaire polygonale. — E × 1 (96, 97, 98, 111, 114)

FIG. **69**. *Steirodon validum* Stal., œuf vu : en *A*, par la face ventrale, en *B*, par la face latérale gauche. — *ap*, appareil pneumatique; — *c*, crête céphalique; — *rm*, région micropylaire. — Loupe 6; ch. cl. (99, 100).

FIG. **70**. *Steirodon validum* Stal., coupes longitudinales des extrémités antérieures de l'œuf; le plan de la coupe est parallèle au grand axe de l'œuf et perpendiculaire à son grand diamètre. — *a*, alvéoles, distincts à l'extrémité postérieure de l'œuf, fusionnés à son extrémité antérieure, et formant par la résorption partielle de leurs parois une chambre pneumatique; — *ap*, appareil pneumatique; — *ca*, chambre aérienne formée par la résorption partielle des parois alvéolaires; — *f*, filament; — *pl*, paroi latérale de l'œuf. — Œuf traité par une solution de potasse à 25 %. — A × 1, réd. 3/4 (100).

(1) Tous les œufs représentés dans les Planches VII et VIII ont été dessinés au même grossissement afin de permettre d'en comparer les dimensions.

FIG. **71**. *Steirodon validum* STAL, tronçon du filament logé dans la gouttière de l'extrémité céphalique de l'œuf. — Même traitement. — E × 3, réd. 3/4 (100).

FIG. **72**. *Leptophyes punctatissima* Bosc, œuf vu : en *A*, par la face latérale gauche, en *B*, par la face ventrale. — *bd*, *bv*, bord dorsal et bord ventral de l'œuf; — *rm*, région occupée par les micropyles. — Loupe 6; ch. cl. (102).

FIG. **73**. *Meconema varium* FABR., fragment de chorion prélevé sur la face convexe de l'œuf, à quelque distance de son extrémité inférieure; plage micropylaire totale. — *c*, champ polygonal; — *cn*, canalicules micropylaires vus par transparence; — *co*, collerette entourant l'orifice micropylaire; — *m*, orifice micropylaire; — *p*, plage micropylaire, formée par une différenciation locale des champs polygonaux et contenant tous les micropyles. — Œuf traité par une solution de potasse à 25 %. — E × 1 (102).

FIG. **74**. *Meconema varium* FABR., coupe transversale, en *A*, du chorion banal, en *B*, de celui de la région micropylaire; trois micropyles ont été intéressés dans la coupe. — *c*, champ polygonal; — *cc*, couche collante; — *ch*, chorion homogène; — *cn*, canalicule micropylaire; — *co*, collerettes; — *m*, orifice micropylaire. — Liq. picro-acétique. — Apochr. 2. 1.30 × 6, réd. 1/2 (102).

FIG. **75**. *Mecopoda elongata* L., œuf vu : en *A*, par la face ventrale, en *B*, par la face latérale gauche. — *ap*, appareil pneumatique; — *fd*, *fv*, faces dorsale et ventrale; — *rm*, région micropylaire; — *s*, sillon médian divisant en deux la surface ventrale et la surface dorsale de la coquille. — Loupe 6; ch. cl. (103, 104).

FIG. **76**. *Mecopoda elongata* L., coupe transversale du chorion. — *ch*, chorion banal homogène; — *cs*, couche superficielle, formée de colonnettes de chorionine fusionnées à la périphérie. — Œuf traité par une solution de potasse à 25 %. — E × 1 (104, 105, 111).

FIG. **77**. *Mecopoda elongata* L., coupe axiale de l'appendice céphalique (appareil pneumatique). — *ch*, chorion banal homogène; — *cs*, couche superficielle du chorion, spécialement développée dans cette région; — *t*, tige de chorionine percée de canalicules et formant l'axe de l'appareil pneumatique. — Même traitement. — A × 1 (104, 108).

FIG. **78**. *Sathrophyllia rugosa* L., œuf vu : en *A*, par la face concave, en *B*, par une des faces latérales, selon toute vraisemblance la face latérale gauche, — *ap*, appareil pneumatique; — *cm*, crête médiane; — *rm*, région micropylaire. — Loupe 6; ch. cl. (105).

FIG. **79**. *Sathrophyllia rugosa* L., fragment du chorion de la surface convexe de l'œuf; plage micropylaire partielle comprenant six micropyles. — *cn*, canalicules micropylaires vus par transparence; — *cp*, champ polygonal; — *m*, orifices micropylaires situés à l'extrémité d'une gouttière dont la direction est opposée à celle des canalicules; — *p*, plage micropylaire partielle nettement distincte du chorion voisin. — Œuf traité par une solution de potasse à 25 %. — E × 3 (106).

FIG. **80**. *Sathrophyllia rugosa* L., coupe transversale du chorion. — *ch*, chorion ; — *fe*, *fi*, *fm*, feuillets externe, interne et moyen de la coquille. — Œuf traité par une solution de potasse à 25 %. — E × 1 (106, 111).

FIG. **81**. *Sathrophyllia rugosa* L., appareil pneumatique dont la paroi a été incisée longitudinalement et rejetée sur le côté ; l'incision a été faite en suivant la crête médiane que porte l'appareil sur sa face concave. — *a*, aiguille apicale ; — *ap*, appareil pneumatique ; — *o*, extrémité antérieure de l'œuf ; — *p*, *p'*, parois concave et convexe de la chambre pneumatique. — Même traitement. — $a_1$ × 1, réd. 1/2 (106, 107).

FIG. **82**. *Sathrophyllia rugosa* L., coupe transversale du chorion, intéressant le niveau où la paroi convexe de la chambre pneumatique se détache de la coquille. — *fe*, *fi*, *fm*, feuillets externe, interne et moyen du chorion ; le feuillet externe, *fe*, forme deux plis symétriques, limitant à l'intérieur un espace vide qui représente la cavité interne de l'appareil pneumatique à cette hauteur. — Même traitement. — A × 3 (106).

FIG. **83**. *Sathrophyllia rugosa* L., α, β, γ, δ, ε, ζ, série de coupes transversales pratiquées à des niveaux différents de l'appareil pneumatique ; la FIG **83**, α, fait suite à la FIG **82** ; — *a*, aiguille apicale ; — *c*, chambre pneumatique ; — *cm*, crête médiane, formée par la paroi mince de la chambre ; — *o*, cavité interne de l'œuf ; — *p*, *p'*, parois de la chambre pneumatique. — Même traitement. — $a_1$ × 1 (107, 108).

## PLANCHE VIII.

FIG. **84**. *Sathrophyllia rugosa* L., parois de la chambre pneumatique vues de face et en coupes transversales ; *A*, fragment de paroi prélevé dans la région moyenne de l'appareil, à la limite de séparation des surfaces concave et convexe ; le fragment a été déplié et étalé sur sa face interne ; *B*, portion de coupe transversale de la paroi convexe ; *C*, portion de coupe transversale de la paroi concave. — *a*, alvéole ; — *c*, champ polygonal ; — *f*, filtre formé par le fond de l'alvéole, c'est-à-dire par la face interne de la paroi convexe de la chambre pneumatique ; — *o*, ostiole de l'alvéole ; — *p*, *p'*, parois concave et convexe de l'appareil ; — *ps*, pli de séparation des deux faces de l'appareil. — Même traitement. — *A* : A × 3 ; *B*, *C* : E × 1 (107).

FIG. **85**. *Sathrophyllia rugosa* L., extrémité de l'aiguille apicale vue *in toto*. — *c*, canalicules aérifères ; — *l*, lacunes aérifères. — La pièce a été desséchée, puis brusquement recouverte de gélatine glycérinée. — E × 3 (108).

FIG. **86**. *Conocephalus mandibularis* CHARP., œuf vu par la face latérale gauche. — *ap*, appareil pneumatique ; — *rm*, région micropylaire — Formol. — Loupe 6 ; ch. cl. (109).

FIG. **87**. *Conocephalus mandibularis* CHARP., extrémité antérieure d'un œuf sur le point d'éclore. — *ap*, appareil pneumatique ; — *ca*, chambre aérienne, interne, constituée par l'espace libre qui sépare le vertex de l'embryon du sommet de l'œuf; — *e*, embryon vu par transparence à travers la coquille ; — *lr*, lame de rupture ; — *o*, œil de l'embryon. — $a_2$ × 3, réd. 1/2 (110).

FIG. **88**. *Conocephalus mandibularis* CHARP., fragment de chorion prélevé à la limite de séparation du chorion banal d'avec le chorion pneumatique. — *c*, champs polygonaux ; — *ch*, chorion banal ; — *ch'*, chorion de la région pneumatique. — Gélatine glycérinée. — E × 1 (110).

FIG. **89**. *Saga serrata* FABR., coupe transversale du chorion de la région micropylaire. — *ch*, chorion ; — *cn*, canalicule micropylaire ; — *m*, orifice micropylaire entouré d'une dépression circulaire formant cupule. — Sublimé. — E × 1 (111).

FIG. **90**. *Platycleis grisea* FABR., coupe transversale du chorion. — *a*, alvéole lenticulaire ; — *ch*, chorion homogène ; — *o*, ostiole de la chambre alvéolaire. — Formol. — E × 1 (111, 112)

FIG. **91**. *Antcrastes Raymondi* VERS., coupe transversale du chorion. — Légende de la figure précédente ; même traitement et même grossissement (111, 113).

FIG. **92**. *Callimenus Pancici* BR., coupe transversale du chorion. — *ch*, chorion poreux dans sa région moyenne ; — *co*, collerettes formées par l'exagération des crêtes interalvéolaires. — Alcool. — E × 1 (113).

FIG. **93**. *Platystolus surcularius* BOL., coupe transversale du chorion. — *a*, alvéole polygonal réduit à une cavité étroite correspondant avec l'extérieur par une cheminée cylindrique ; — *ca*, canal interalvéolaire ; — *o*, ostiole de la chambre alvéolaire. — Alcool acétique au sublimé. — E × 1 (114)

FIG. **94**. *Pycnogaster Graellsi* BOL., coupe transversale du chorion. — *a*, alvéole ; — *ch*, chorion homogène ; — *o*, ostiole de la cavité alvéolaire. — Alcool. — E × 1 (115).

FIG. **95**. *Eremus Decolyi* BOL., œuf vu par la face latérale gauche. — Alcool. — Loupe 6 ; ch. cl. (115).

FIG. **96**. *Eremus Decolyi* BOL., fragment du chorion vu par la face externe. La figure représente les divers aspects offerts par la coquille de l'œuf lorsque l'on fait varier la mise au point : à gauche, mise au point superficielle, à droite mise au point profonde. — *a*, bord des cloisons alvéolaires ; — *cv*, cavités ramifiées creusées dans l'épaisseur des cloisons et communiquant avec l'extérieur par une ouverture centrale ; — *e*, pseudo-écailles dessinant en réalité le fond des alvéoles ; — *z*, sinuosités dessinées par le bourrelet de chorionine interposé entre les cavités ramifiées. — Alcool ; les cavités ramifiées ont été mises en évidence par le procédé de dessiccation indiqué plus haut, FIG. **82**. — E × 1, réd. 1/2 (117).

FIG. **97**. *Eremus elegantulus* BOL., chorion. En *A*, fragment du chorion vu par la face externe. La figure réunit les images obtenues en faisant varier la mise

au point. A gauche, mise au point superficielle, à droite, mise au point profonde. — En *B*, coupe de la coquille pratiquée suivant le grand axe de l'œuf et passant par le centre d'une rangée d'alvéoles. — *a*, alvéoles dont les cloisons sont obliques et inclinées vers le pôle céphalique de l'œuf ; — *c*, crête interalvéolaire s'amincissant en lamelle pour former la cloison de séparation de deux alvéoles ; — $c_1$, $c_2$, dessins en forme de croix dus aux aspérités du chorion : — *l*, limites de séparation profondes des champs polygonaux. — Alcool. — E × 1, réd. 1/2 (117, 118).

FIG. **98**. *Ercmus elegantulus* Bol., fragment du chorion de la région micropylaire vu par la face externe ; un micropyle. Cette figure a été obtenue en superposant deux images : celle du contour des alvéoles et celle du contour des champs polygonaux ; cette dernière image, obtenue par une mise au point profonde, donne la forme exacte de la cellule au centre de laquelle s'est édifié le micropyle et qui sert de base à l'alvéole micropylaire ; — *a*, alvéole ; — *am*, alvéole micropylaire ; — *cu*, canalicule micropylaire ; — *l*, limite de séparation des polyèdres de chorionine ; — *l'*, limite intrachorionale du champ polygonal micropylaire ; — *m*, orifice micropylaire. — Alcool. — E × 1, réd. 1/2 (119).

FIG. **99**. *Gryllacris Artinii* Griff., œuf vu par la face latérale gauche. — Alcool. — Loupe 6 ; ch cl. (115).

FIG. **100**. *Gryllacris Artinii* Griff., coupe de l'extrémité céphalique de l'œuf passant par l'axe du cône terminal. — Alcool. — A × 1 (120).

FIG. **101**. *Troglophilus neglectus* Krauss, fragment du chorion de la région micropylaire vu par la face externe ; un micropyle en rosace. — *c*, champ polygonal ; — *m*, orifice micropylaire. — Formol. — E × 1 ; réd. 1/2 (120).

FIG. **102**. *Oryctopus Bolivari* Br., œuf. — Alcool. — Loupe 6 ; ch. cl. (120).

Fig. **103-105**. *Progression de l'œuf entre les lames de l'ovipositeur.*

FIG. **103**. *Platystolus surcularius* Bol., coupe transversale de la base de l'ovipositeur au moment du passage de l'œuf ; la coupe passe entre le bord postérieur des fenêtres ovales et le point de bifurcation des valvules internes ; l'œuf est intéressé un peu au-dessous de sa région moyenne. — *cn*, cordons nerveux ; — *h*, hypoderme ; — *l*, lacune sanguine ; — *o*, œuf ; — *pb*, pièce basilaire ; — *tr*, trachée ; — *vi*, *vs*, valvules inférieures et valvules supérieures. — Alcool acétique au sublimé. $a_2$ × 3, réd. 4/5 (164, 166).

FIG. **104**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de l'ovipositeur au moment du passage de l'œuf ; la coupe passe à 2 mm en arrière du point de bifurcation des valvules internes ; l'œuf est intéressé dans sa région moyenne. — *cn*, cordon nerveux ; — *e*, épithélium ; — *l*, lacune sanguine ; — *o*, œuf ; — *tr*, trachée ; — *vi*, *vin*, *vs*, valvules inférieures, internes et supérieures. — Liq. picro-acétique. — $a_2$ × 3 (166, 168).

FIG. **105**. *Locusta viridissima* L., coupe transversale de la même pièce passant par la région micropylaire de l'œuf. — Même légende ; — *m*, micropyles. — Même traitement et même grossissement (162, 169, 170).

# INDEX ALPHABÉTIQUE.

## A.


*Acridium ægyptium*, 17.
*Anabrus*, 16.
*Anabrus simplex*, 125, 128, 130.
*Andropogon*, 122.
*Anisoptera bivittatum*, 12
*Anisoptera dorsale*, 12.
*Anisoptera maculatum*, 12.
*Antaxius Kraussi*, 12, 58, 75, 86, 231.
*Anterastes Raymondi*, 12, 28, 75, 86, 111, 112, 237.


## B.


*Barbitistes*, 101.
*Barbitistes Berenguieri*, 85, 101.
*Barbitistes constrictus*, 187.
*Barbitistes Fischeri*, 11, 25, 49, 61, 72, 73, 85, 101.
*Barbitistes Oeskayi*, 95, 126, 138, 146, 189, 190.
*Barbitistes serricauda*, 45, 46, 48, 123, 130, 139.
Bérenguier, 48, 49, 63, 64, 65, 66, 94, 96, 101, 111, 125, 126, 128, 131, 138, 139, 141, 180, 184, 185, 186, 187, 188, 191, 192, 217.
Berlese, 7, 14, 15, 17, 27, 34, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 57, 58, 95, 124, 126, 137, 155, 156, 162, 163, 165, 170, 189, 194, 217.
Bertkau, 124, 126, 127, 130, 154, 159, 180, 183, 217.
Bisson, 32.
Bolivar 46, 217
*Bombyx mori*, 221.
Boutan, 125, 132, 134, 184, 217
Brehm, 124, 130, 155, 156, 217.
Bréthes, 93, 104, 105, 125, 132, 135, 137, 184, 187, 217.
Brullé, 42, 122, 130, 153, 154, 156, 182, 218.
Brunner von Wattenwyl, 11, 44, 45, 46, 124, 155, 156, 184, 185, 218.
Bugnion, 64.
Burgess, 16.
Burmeister, 42, 122, 182, 218.


## C.


*Callimenus longicollis*, 12.
*Callimenus Pancici*, 12, 63, 75, 86, 113, 117, 231, 237.
*Calluna vulgaris*, 126.
*Caloptenus italicus*, 220.
Cappe de Baillon 218
Carus, 13, 42, 218.
Castelnau, 42, 153, 156, 182, 185, 218
*Cecidomyia salicis-gnaphaloides*, 125
*Chelidoptera abbreviata*, 12
*Chelidoptera albopunctata*, 12
*Chelidoptera brachyptera* 12
Cholodkowsky, 18, 49 64, 189 190, 218
Chopard, 178.
*Cleandrus graniger*, 104
*Cleandrus neriifolius*, 104, 105, 108, 160, 187.
Comstock, 126, 218.
*Conocephaloides nitidulus*, 12.
*Conocephaloides pallidus*, 12.
*Conocephalus*, 62, 81, 109, 147.
*Conocephalus ensiger*, 122.
*Conocephalus mandibularis*, 12, 28, 31, 39, 48, 53, 58, 62, 74, 75, 81, 83, 86, 109, 110, 127, 129, 130, 131, 142, 160, 185, 192, 196 197, 198, 199, 227, 228, 231, 236, 237.
*Conocephalus pallidus*, 12, 74, 86, 88, 234
*Copiophora brevirostris*, 81.
*Copiophora cultricornis*, 81.
Coquerel, 122, 218.
Cuenot, 8, 127, 207, 218
*Cymatomera*, 92, 104.
*Cynips*, 127.
*Cynips Kollari*, 124, 218.
*Cynips quercus*, 122.
*Cyrtaspis scutata*, 11, 73, 127, 207, 219.
*Cyrtophyllus*, 92, 104.


## D.


Darwin, 147.
*Dasyscelus*, 93, 105.
*Dasyscelus normalis*, 93, 104, 105, 106, 125, 132, 134, 137, 184, 187, 217.
*Decolya*, 71.
*Decolya visenda*, 12, 71, 73, 76, 85, 99, 229.
*Decticus*, 18, 42, 49, 89, 90, 91, 111, 113, 121, 122, 130, 182.
*Decticus albifrons*, 12, 48, 49, 51, 57, 58, 63, 75, 86, 125, 137, 180, 195, 203.
*Decticus bicolor*, 91.
*Decticus griseus*, 89.

*Decticus verrucivorus*, 12, 16, 28, 42, 58, 63, 75, 86, 89, 90, 113, 114, 142, 153, 155, 157, 182, 183.
Delafield, 10.
Derville 9
Dewitz, 45, 52, 64, 124, 154, 156, 157, 218.
*Dolichopoda*, 77.
*Dolichopoda geniculata*, 13, 16, 17, 34, 39, 48, 220.
*Dolichopoda Linderi*, 13, 28, 39, 48, 63, 77, 78, 84, 87, 120, 173, 178, 232.
*Donusa prolixa*, 116.
Dufour, 14, 42, 48, 218

## E.

*Ephippiger*, 185, 216.
*Ephippiger confusus*, 95, 220.
*Ephippigera*, 114, 115, 193.
*Ephippigera areolaria*, 12, 28, 63, 86, 113.
*Ephippigera autumnalis*, 89, 90.
*Ephippigera biterrensis*, 12, 48, 49, 86, 113, 114, 128, 131, 192
*Ephippigera Brunneri*, 12, 75.
*Ephippigera confusa*, 95, 113, 126, 128, 129 132, 134, 138, 159, 185, 195.
*Ephippigera rugosicollis*, 12, 86, 95, 113, 125, 128, 129, 132, 134, 139 150, 159, 184, 196, 197, 199, 216, 220
*Ephippigera terrestris*, 49, 94, 113.
*Ephippigera vitium*, 12, 39, 46, 48, 57, 86, 89, 90, 92, 113, 114, 125, 128, 129, 142, 155, 157, 184.
*Ephippigerida areolaria*, 12.
*Ephippigerida biterrensis*, 12.
*Ephippigerida ephippiger*, 12.
*Eremus Decolyi*, 13 76, 77, 84, 87, 115, 117, 119, 232, 237.
*Eremus elegantulus*, 13, 76, 115, 116, 117, 118, 119, 237, 238.
*Eugaster*, 76.
*Eugaster Guyoni*, 12 54, 63, 75, 76, 86, 128, 232.

## F.

Fabre, 125, 137, 180, 183, 188, 195, 196 203, 218.
Fénard, 7, 16, 17, 27, 34, 35, 47, 49, 58, 59, 62, 188, 192 218
Fischer, 14, 44, 46, 62, 122, 124, 136, 137, 154, 180, 182, 185, 187, 188, 218
Fitch, 124, 218.

## G.

Gadeau de Kerville, 125.
Gain, 32.
*Gampsocleis glabra*, 12, 58, 86
Ganin, 64.
Geer (de), 121, 218.
Gerstaecker, 92, 95, 97, 98.
Gillette, 125, 130, 218.
Gilson, 8, 10.
Girard, 46, 62, 124, 136, 154, 156, 183, 188, 203, 207, 218.
Graber, 44, 46, 124, 126, 127, 218, 219.
Grassi, 64.
Green, 92, 219
*Gryllacris*, 68, 76, 77, 228.
*Gryllacris abbreviata*, 13, 76, 77, 81, 115, 118, 119, 232.
*Gryllacris Artinii*, 13, 26, 39, 63, 76, 78, 86, 87 115, 118, 119, 142, 232, 234, 238.
*Gryllotalpa*, 204.

## H.

Haase, 64,
Hagen, 122, 219.
Hancock, 125, 134, 159, 184, 219
Harris, 147.
Henneguy, 48, 60, 93, 188, 189, 219.
Heyden (von), 122.
Heymons, 64, 65, 219.
*Holochlora biloba*, 11, 72.
Horton, 49, 64, 95, 126, 139, 141, 144, 156, 180, 187, 206, 219.
Huxley, 64

## I.

*Isophya*, 18, 49, 141, 181, 191.
*Isophya camptoxipha*, 123, 130, 139, 146.
*Isophya pyrenaea*, 11, 48, 49, 61, 63, 65, 72, 85, 94, 125, 126, 129, 138 141, 145, 146, 147, 181, 184, 187, 188, 191, 192, 217.
*Isophya nemausensis*, 48, 125, 217.

## J.

Jacquelin Duval, 122, 219.

## K.

Kirby, 11, 42
Kolbe, 47, 48, 219.
Korschelt, 91, 95, 108, 219
Kowalevsky, 64.
Kraepelin, 64, 157.
Krauss, 123, 126, 130, 138, 141, 219
Kunckel d'Herculais, 124, 129 155, 196, 216

## L.

Lacaze-Duthiers, 42, 43, 44, 45, 48, 51, 64, 90, 122, 136, 138, 154, 156, 158, 163, 219
Lacordaire, 42, 219

Lécaillon, 93.
*Leptophyes*, 61, 72, 73, 86
*Leptophyes albovittata*, 123, 138
*Leptophyes punctatissima*, 11, 25, 28, 36, 37, 38, 49, 61, 64, 66, 67, 72, 85, 101, 102, 107, 124 127, 132, 133, 145, 154, 159, 172, 180, 181, 185, 191, 196, 197, 202, 208, 225, 228 230, 235, 240.
Leuckart, 89, 90 91, 219
Leydig, 14, 44, 60, 123, 220.
*Locusta*, 18, 25, 39, 40, 42, 49, 66 71, 72, 73, 91, 99, 114, 130, 143
*Locusta cantans*, 89, 90.
*Locusta viridissima*, 12, 14, 18, 20, 22, 23, 24, 27, 28, 29, 35, 36, 37, 38, 44, 45, 48, 49, 54, 58, 59 60, 61, 63, 65, 66, 69, 71, 72, 80 82, 85 89, 90, 91, 92, 94 95, 96, 98, 112, 113, 114, 115, 116, 124, 126, 130, 131, 138, 139, 140, 141, 148, 151, 157, 161, 162, 166, 167, 168, 175, 176, 180, 183, 185, 188, 193, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 234, 238, 240.

## M.

*Mantis religiosa*, 178.
Marchal, 35.
*Meconema*, 46, 89, 91, 203.
*Meconema thalassina*, 11.
*Meconema varium*, 11, 25, 28, 38, 44, 48, 61, 66, 67, 73, 83, 85, 89, 90, 91, 95, 102, 103, 121, 122, 124, 127, 129 133, 144, 154, 159, 180, 183, 185, 187, 190, 191, 196, 199, 200, 203, 204, 206, 207, 208, 230, 235.
*Mecopoda*, 104, 109.
*Mecopoda elongata*, 11, 73, 85, 103, 108, 119, 235.
Mercier, 32.
*Microcentrum*, 190.
*Microcentrum retinerve*, 126, 133, 146.
*Microcentrum rhombifolium*, 49, 96, 126, 146, 186, 187, 202.
*Microcentrus retinervis*, 123, 134, 182, 187, 188, 194, 206.
Milne Edwards, 44, 154, 156, 220.
Monti, 16, 34, 39, 48, 220.
Morgan, 125, 220
Murtfeldt, 134, 136

## N.

*Nepa*, 108.
*Nicephora subulata*, 11, 73, 85, 103.

## O.

*Odontura*, 86.
*Odontura albovittata*, 123.
*Odontura camptoxipha*, 123.
*Odontura glabricauda*, 11.
*Odontura punctatissima*, 124
*Odontura serricauda*, 45, 46, 123.
*Odontura spinulicauda*, 11, 25, 28, 36, 61, 72, 73, 85, 173, 230
*Orchelimum*, 147
*Orchelimum agile*, 125.
*Orchelimum fasciatum*, 122.
*Orchelimum glaberrimum*, 122, 125, 134, 159, 184, 219.
*Orchelimum gossypii*, 122,
*Orophus retinervis*, 123, 126.
*Orophus rhombifolia*, 49
*Orphania*, 141.
*Orphania denticauda*, 11, 49, 72, 73, 85, 87, 94, 101, 126, 129, 141, 145, 146, 181, 191, 240.
*Oryctopus Bolivari*, 13, 26, 28, 39, 41, 54, 63, 79 119, 120, 128, 192, 233, 238.
*Oxystethus*, 109.
*Oxystethus pulcher*, 12, 28, 74, 75, 86, 109, 231.

## P.

Packard, 16, 64, 92, 105, 194, 220.
Pantel, 8, 32, 66, 193, 220.
Pemberton, 49, 64, 95, 126, 139, 141, 144, 156, 186, 187, 206, 219
*Peranabrus scabricollis*, 17, 125, 128, 137, 156, 184, 221.
Perez, 95, 125, 129, 134, 139, 159, 220
*Periplaneta americana*, 16.
Perrier, 162.
Perris, 124, 127, 220.
Peyerimhoff, (de), 95, 104, 126, 129 132, 134, 138, 139 159, 185, 195, 220
Peytoureau, 15, 25, 41, 47, 52, 62, 64, 73, 220.
*Phaneroptera*, 101.
*Phaneroptera curvicauda*, 123, 133, 134, 136.
*Phaneroptera falcata*, 11, 61, 72, 73, 82, 101, 172, 230, 233
*Phaneroptera quadripunctata*, 11, 28, 72, 85, 87, 101, 126, 127, 132, 144, 146, 147, 161, 185, 191, 196, 197, 200, 201, 202, 203, 208.
*Phasgonura viridissima*, 12
*Pholidoptera femorata*, 12.
*Pholidoptera griseoaptera*, 12.
*Phyllominus*, 74.
*Phyllominus nodulosus*, 11, 73, 85, 105, 108, 109, 160, 187.
Piéron, 125, 134, 220
*Platycleis*, 18, 49, 75, 86, 111, 128.
*Platycleis brachyptera*, 12, 25, 29, 39, 58, 63 75, 86, 150, 192.

*Platycleis grisea*, 12, 58, 63, 75, 86, 112, 150, 237.
*Platycleis saussureana*, 12, 86, 150.
*Platyphyllum giganteum*, 15, 16, 25, 47, 73.
*Platyphyllum concavum*, 90, 124.
*Platystolus*, 130
*Platystolus surcularius*, 12, 39, 63, 75 86, 114, 115, 128, 142, 157, 162, 164, 232, 237, 238.
*Pseudophyllanax*, 84.
*Pseudophyllanax imperialis*, 11, 15, 16, 25, 47, 62, 73, 83, 85, 125, 230.
*Pterophylla camellifolia*, 90, 124.
*Pycnogaster*, 130, 143.
*Pycnogaster Graellsi*, 12, 28, 39, 63, 75, 86, 115, 128, 140, 141, 144, 150, 157, 162, 192, 237, 240.
*Pycnogaster Bolivari*, 12, 28, 75, 128.

## R.

*Ranatra*, 108.
RATKE, 204.
RATZEBURG, 122, 153, 182, 220
RILEY, 45, 90, 123, 126, 133, 134, 136, 139, 141, 144, 147, 182, 187, 188, 194, 206, 220.
RÖSEL, 121, 122, 153, 182, 183.

## S.

*Saga pedo*, 12.
*Saga serrata*, 12, 39, 49, 53, 63, 75, 86, 94, 111, 125, 128, 131, 138, 180, 184, 186, 192, 217, 227, 231, 237.
*Saga syriaca*, 94, 111.
*Sathrophyllia*, 74, 84, 86, 106, 109.
*Sathrophyllia rugosa*, 11, 73, 74, 82, 85, 105, 108, 109, 150, 160, 171, 187, 230, 231, 235, 236.
SCHOUTEDEN, 8.
*Scirtobaenus grallatus*, 12.
SCUDDER, 122, 220.
*Scudderia curvicauda*, 49, 126.
*Scudderia furcata*, 49, 50, 64, 95, 123, 126, 133, 134, 136, 139, 144, 146, 156, 186, 188, 202, 206.
SERVILLE, 42, 122, 12 , 153, 183, 220.
*Sialis lutea*, 193.
*Sida rhombifolia*, 125.
SIEBOLD (DE), 14, 22, 162, 187, 220
SINÉTY (DE), 66, 220
SMITH, 122.
SNODGRASS, 17, 48, 125, 137, 156, 184, 221.
SPENCER, 42
STANNIUS, 14, 42, 162 187, 220.
*Steirodon*, 99.
*Steirodon validum*, 11, 99, 234.
*Steropleurus Brunneri*, 12.

## T.

TASCHENBERG, 124.
*Tettigonia albifrons*, 12.
*Tettigonia verrucivora*, 12.
*Thamnotrizon cinereus* 12, 26, 63, 66, 67, 86, 111, 113, 128, 129, 133, 135, 144, 150, 159, 164, 181, 185, 192, 196, 197, 240.
*Thamnotrizon femoratus*, 12, 86, 128, 129, 192
*Thaumaspis*, 103.
*Thaumaspis trigonurus*, 11, 73, 85, 103
*Thrixion Halidyranum*, 32.
*Thyreonotus*, 112
*Thyreonotus corsicus*, 12, 28, 63, 75, 86, 112.
TICHOMIROFF, 93.
TORKA, 95, 126, 138, 139, 141, 189, 221.
*Troglophilus*, 78.
*Troglophilus neglectus*, 13, 26, 28, 31, 39, 40, 63, 68, 78, 79, 81, 84, 87, 88, 120, 128, 142, 159, 174, 178, 225, 233, 238.
TÜMPEL, 49, 156, 157, 185, 220.
*Tylopsis*, 101.
*Tylopsis liliifolia*, 11, 28, 61, 72, 83, 85, 101, 102, 126, 173.
*Tylopsis thymifolia*, 11.

## U.

*Uromenus rugosicollis*, 12.

## V.

VERHOEFF, 64, 65, 221.
VERSON, 32, 93, 221.
*Vespa germanica*, 35.
VICHET, (DE), 9, 127, 144
*Vitis vinifera*, 124.

## W.

WALSH, 147.
WEISMANN, 64
WHEELER, 15, 18, 47, 61, 91, 92, 125, 127, 137, 184, 204, 221.

## X.

XAMBEU, 92, 125, 155, 156, 184, 221
*Xiphidium*, 46, 64, 122, 147.
*Xiphidium bivittatum*, 12, 86.
*Xiphidium dorsale*, 12, 25, 28, 39, 62, 63, 74, 75, 86, 87, 109, 110, 127, 129, 132, 133, 134, 142, 143, 144, 150, 159, 161, 162, 179, 180, 185, 192, 196, 197, 199, 203, 240.
*Xiphidium ensiferum*, 47, 91, 92, 125, 137, 184, 204, 221.
*Xiphidium fasciatum*, 15, 64
*Xiphidium fuscum*, 44, 124, 187
*Xiphidium maculatum*, 12, 86.

# TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES.

Introduction . . . . . 7

PREMIÈRE PARTIE.

## ANATOMIE.

### Chapitre I. — La chambre périvulvaire et ses dépendances.

A. Revue bibliographique . . . . . 13
B. Données de l'observation . . . . . 18
a. Plaque sous-génitale . . . . . 21
b. Oviducte commun et glandes annexes . . . . . 2
c. Spermathèque et régions voisines . . . . . 29

### Chapitre II. — L'ovipositeur et la glande annexe impaire.

A. Revue bibliographique . . . . . 42
B. Données de l'observation . . . . . 50
a. Parties internes de l'ovipositeur. — Glande annexe . . . . 50
α. Pièces chitineuses . . . . . 50
β. Musculature . . . . . 55
γ. Glande annexe de l'ovipositeur . . . . . 58
b. Valvules . . . . . 63
α. Origine et signification morphologique . . . . . 63
β. Développement. . . . . 65
γ. Structure de l'ovipositeur complètement développé . . 69
1. Grosse anatomie . . . . . 69
2. Anatomie microscopique . . . . . 79

### Chapitre III. — L'œuf.

A. Revue bibliographique . . . . . 89
B. Données de l'observation . . . . . 96
a. Locustides . . . . . 96
b. Phanéroptérides . . . . . 99
c. Méconémides . . . . . 102
d. Mécopodides . . . . . 103
e. Pseudophyllides . . . . . 104

f. Conocéphalides . . . . . 109
g. Sagides . . . . . 111
h. Decticides. . . . . 111
i. Calliménides . . . . . 113
j. Ephippigérides . . . . . 113
k. Hétrodides. . . . . 115
l Gryllacrides . . . . . 115
m. Sténopelmatides . . . . . 120

DEUXIÈME PARTIE.

# PHYSIOLOGIE.

## Chapitre I. — Préliminaires de la ponte.

§ I. *CHOIX DU MILIEU* . . . . . 121
A. **Revue bibliographique** . . . . . 121
B. **Données de l'observation** . . . . . 126
a. Milieu de ponte . . . . . 126
b. La part de l'instinct dans le choix du milieu. — Préparatifs de la ponte . 129
α. Insectes confiant leurs œufs à la terre . . . . . 130
β. Insectes pondant dans les végétaux . . . . . 131
1. Choix de l'espèce végétale . . . . . 131
2. Choix du tissu végétal . . . . . 132
§ II. *ENFONCEMENT DE L'OVIPOSITEUR* . . . . . 136
A. **Revue bibliographique** . . . . . 136
B. **Données de l'observation** . . . . . 139
a. Étude du mécanisme sur le vivant . . . . . 139
α. Insectes déposant leurs œufs dans le sol . . . . . 139
1. *Locusta viridissima* . . . . . 139
2. *Pycnogaster Graellsi* . . . . . 140
3. *Orphania denticauda* . . . . 141
β. Insectes confiant leurs œufs aux végétaux . . . . . 142
1 *Xiphidium dorsale* . . . . . 142
2. *Thamnotrizon cinereus* . . . . . 144
3. *Leptophyes punctatissima* . . . . . 144
b Explication du mécanisme de l'enfoncement . . . . . 147
α. Glissement des valvules supérieures sur les valvules inférieures . . 147
β Glissement des valvules du côté droit sur les valvules du côté gauche . 150

## Chapitre II. — La ponte.

A. **Revue bibliographique** . . . . . 153
B. **Données de l'observation** . . . . . 157
a. Écartement facultatif des valves . . . . . 158
b. Action de la pesanteur . . . . . 159
c. Mouvements des pièces de l'armature . . . . . 160
α. Trajet accompli par l'œuf depuis sa sortie de l'ovaire jusqu'à l'entrée de l'ovipositeur . . . . . 160

3. Trajet de l'œuf dans l'ovipositeur . . . . . 163
1. Progression de l'œuf dans le tronçon basilaire de l'ovipositeur . 163
2. Progression de l'œuf dans le tronçon moyen . . . 165
3. Progression de l'œuf dans le tronçon apical . . . . 178

## Chapitre III. — L'œuf.

§ I. *ÉVALUATION DE LA PONTE* . . . . . 182
A. Revue bibliographique . . . . . 182
B. Données de l'observation . . . . . 185
§ II *PROTECTION DE L'ŒUF. — ROLE DES GLANDES ANNEXES* . 187
A. Revue bibliographique . . . . . 187
B Données de l'observation . . . . . 189

## Chapitre IV. — L'éclosion.

A Revue bibliographique . . . 194
B. Données de l'observation . . . 196
a. L'appareil de rupture . . . 198
b. La rupture . . . . . 200
c. Le dépouillement de l'amnios . . 203

Résumé et conclusions principales . . 208
Errata . . . . . 216
Liste bibliographique . . . 217
Explication des planches . . . 223
Index alphabétique . . . . 239
Table des matières . . . . . 243

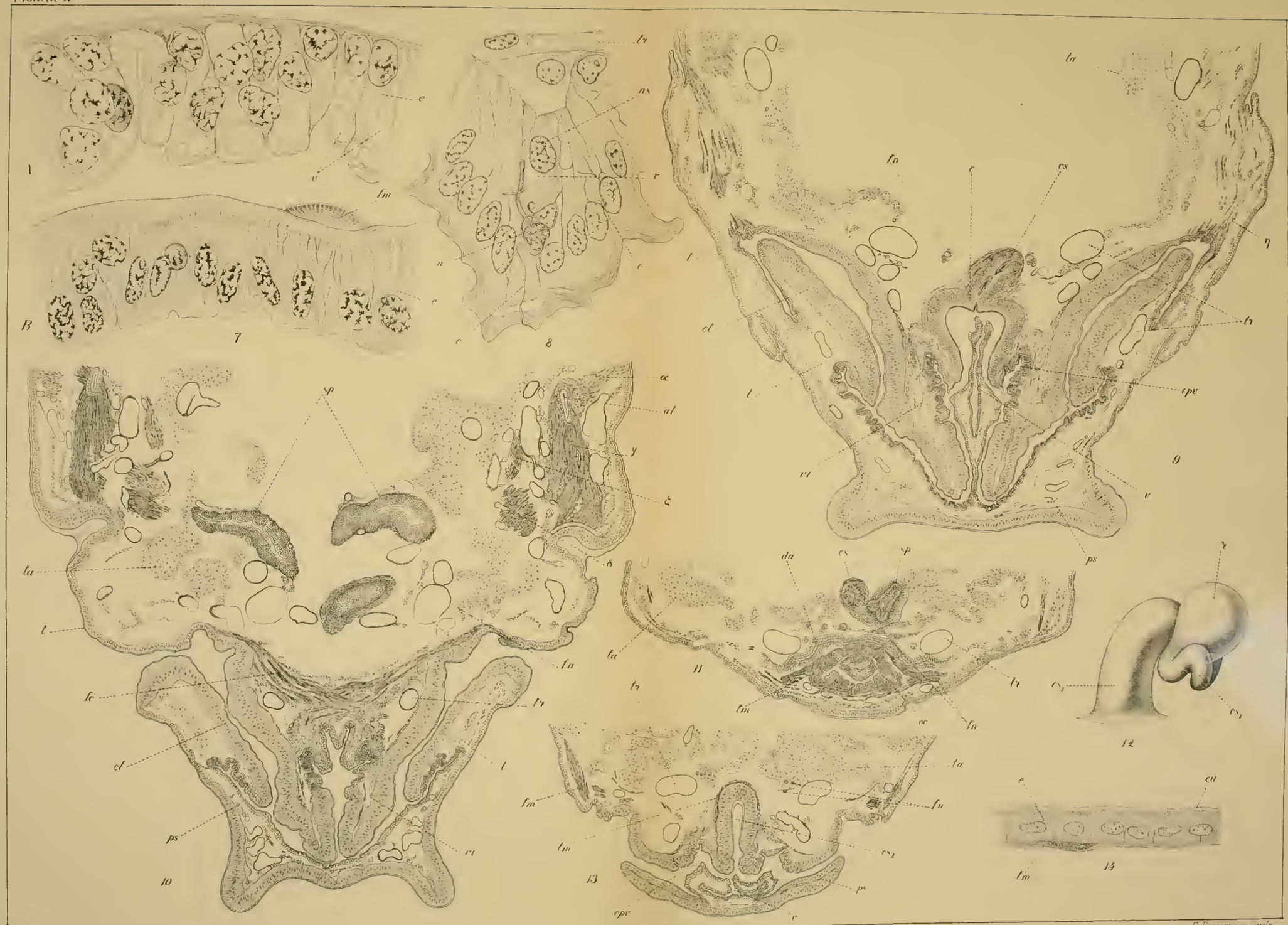
Planche I

P. Cappe de Baillon ad nat del

Lith. H. Jacob St Gilles Brux

F. Biesemans Sculp

Planche II

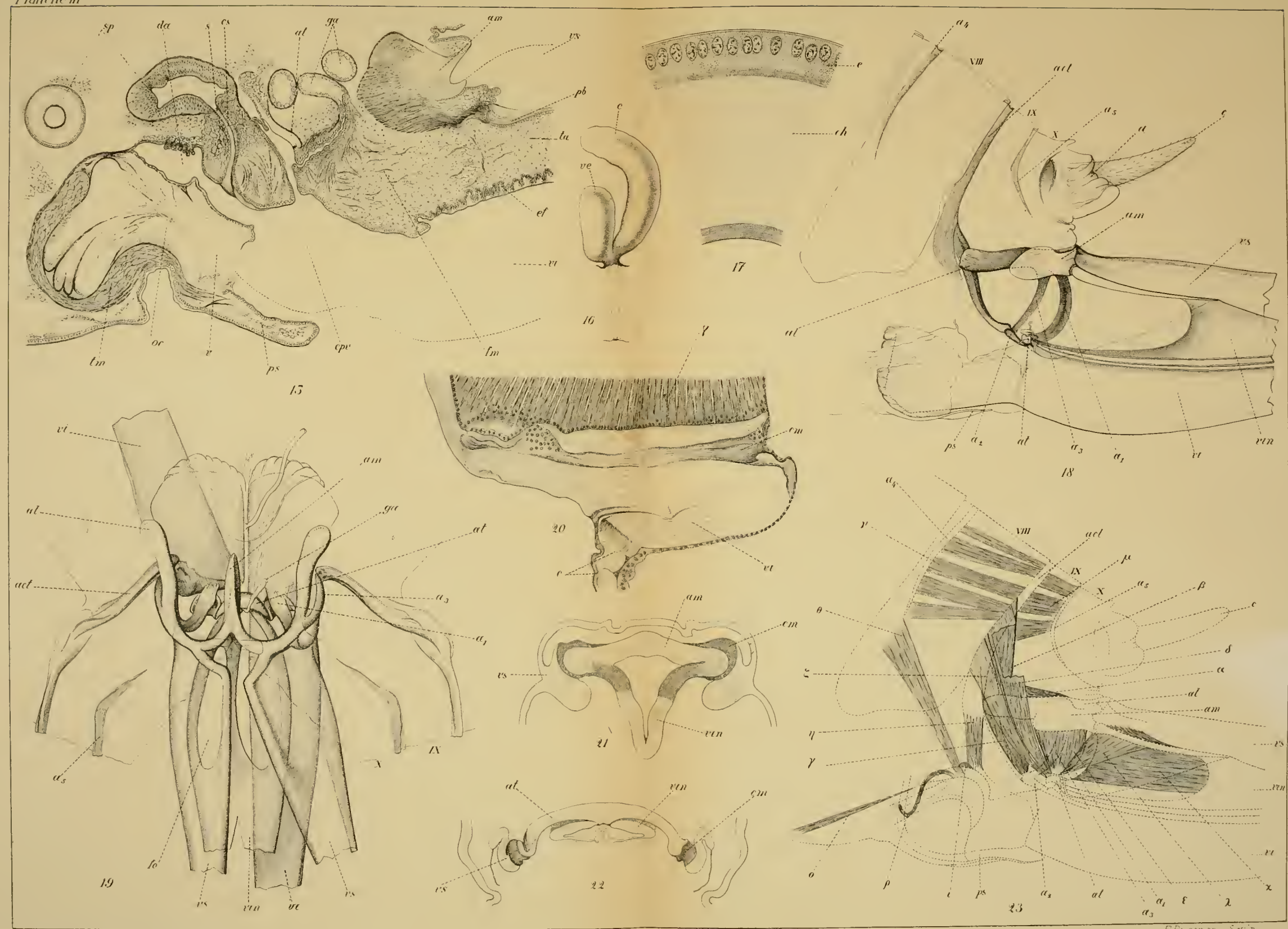



F. Cappe de Baillon ad nat. del.

Lith. H. Jacob Wille, Brux.

F. Biesemans Sculp.

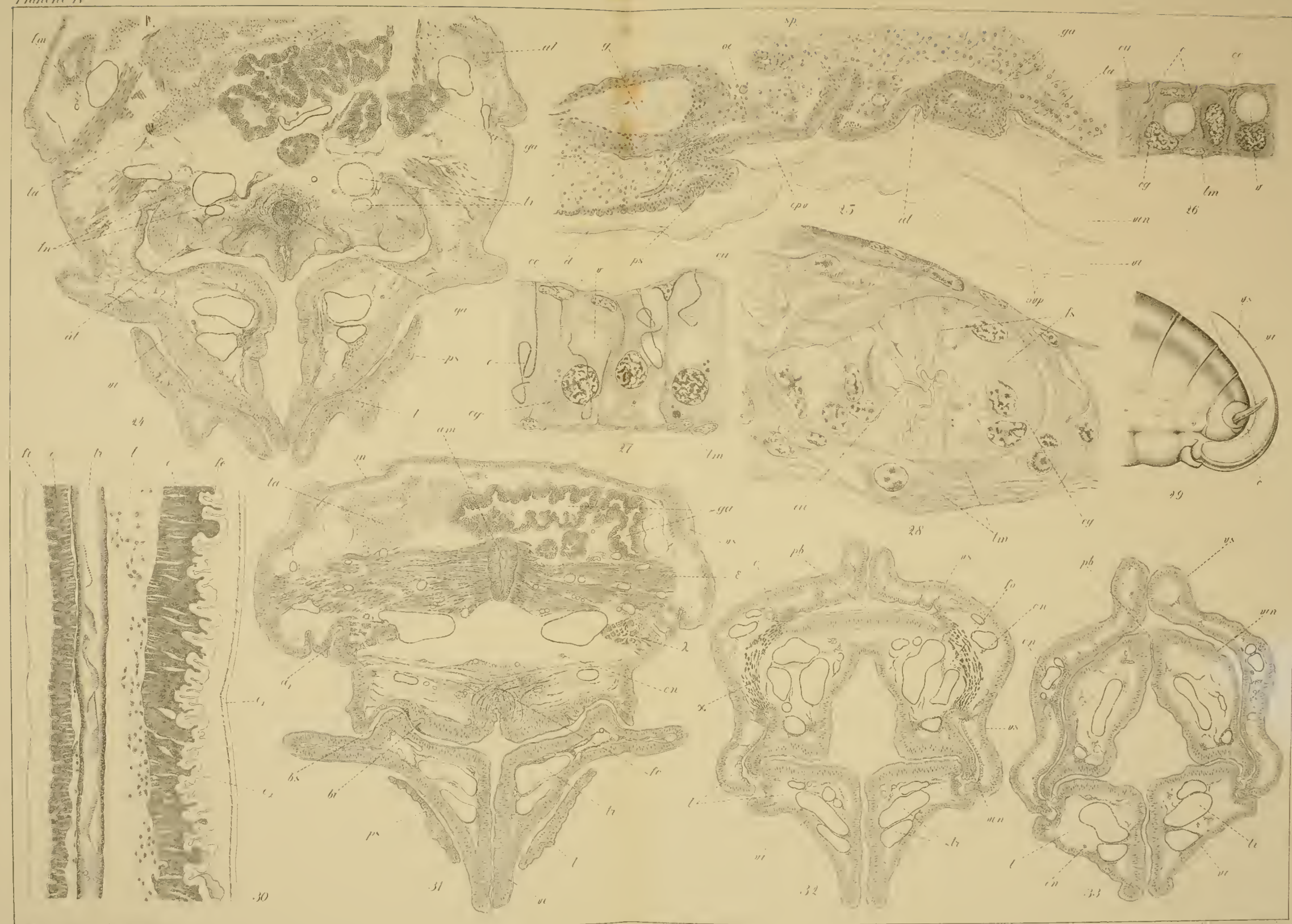
Planche III




P. Cappe de Baillon ad nat del

Lith H Jacob St Gilles-Brux

F Biesemans Sculp


24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

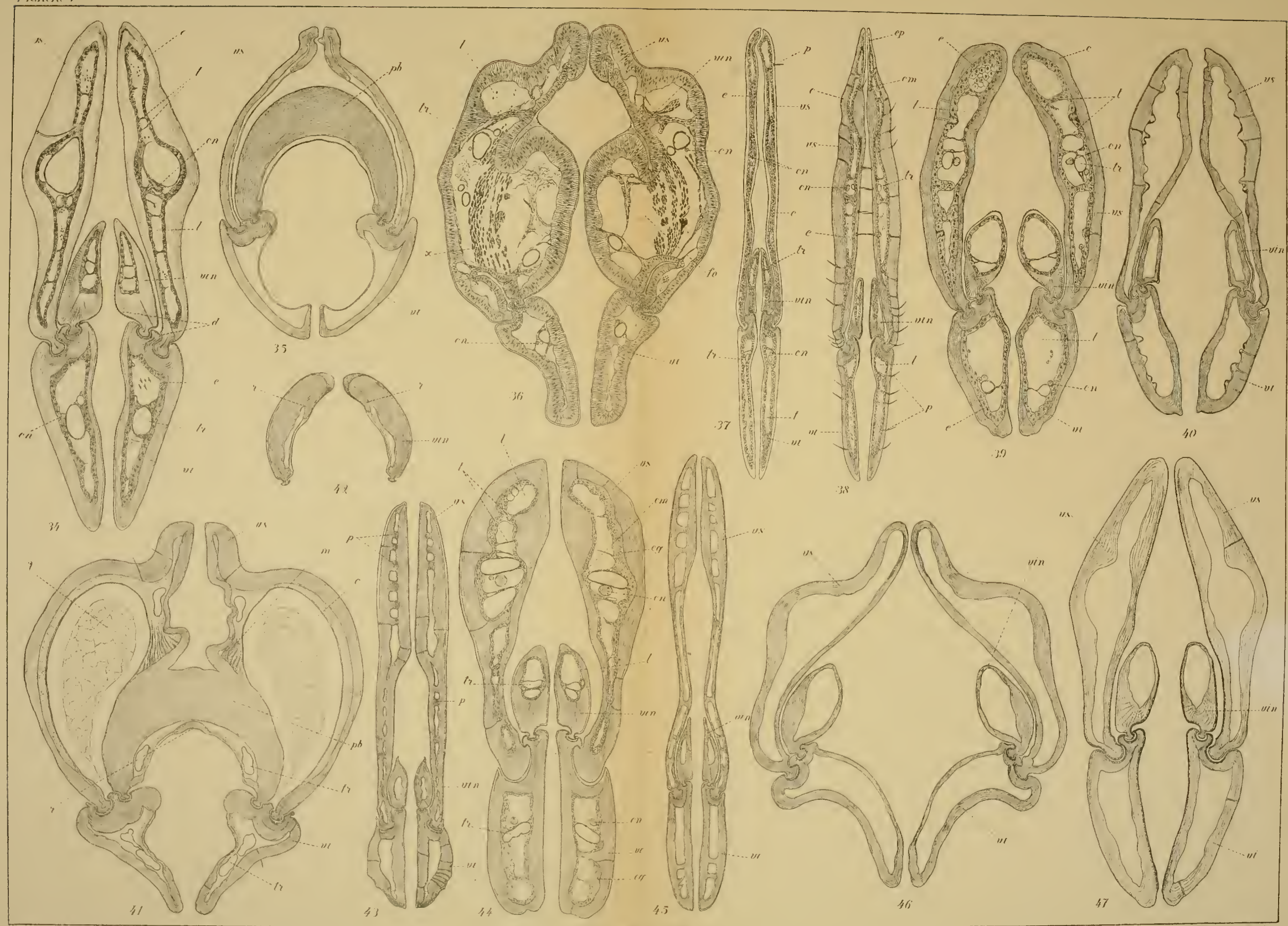

34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

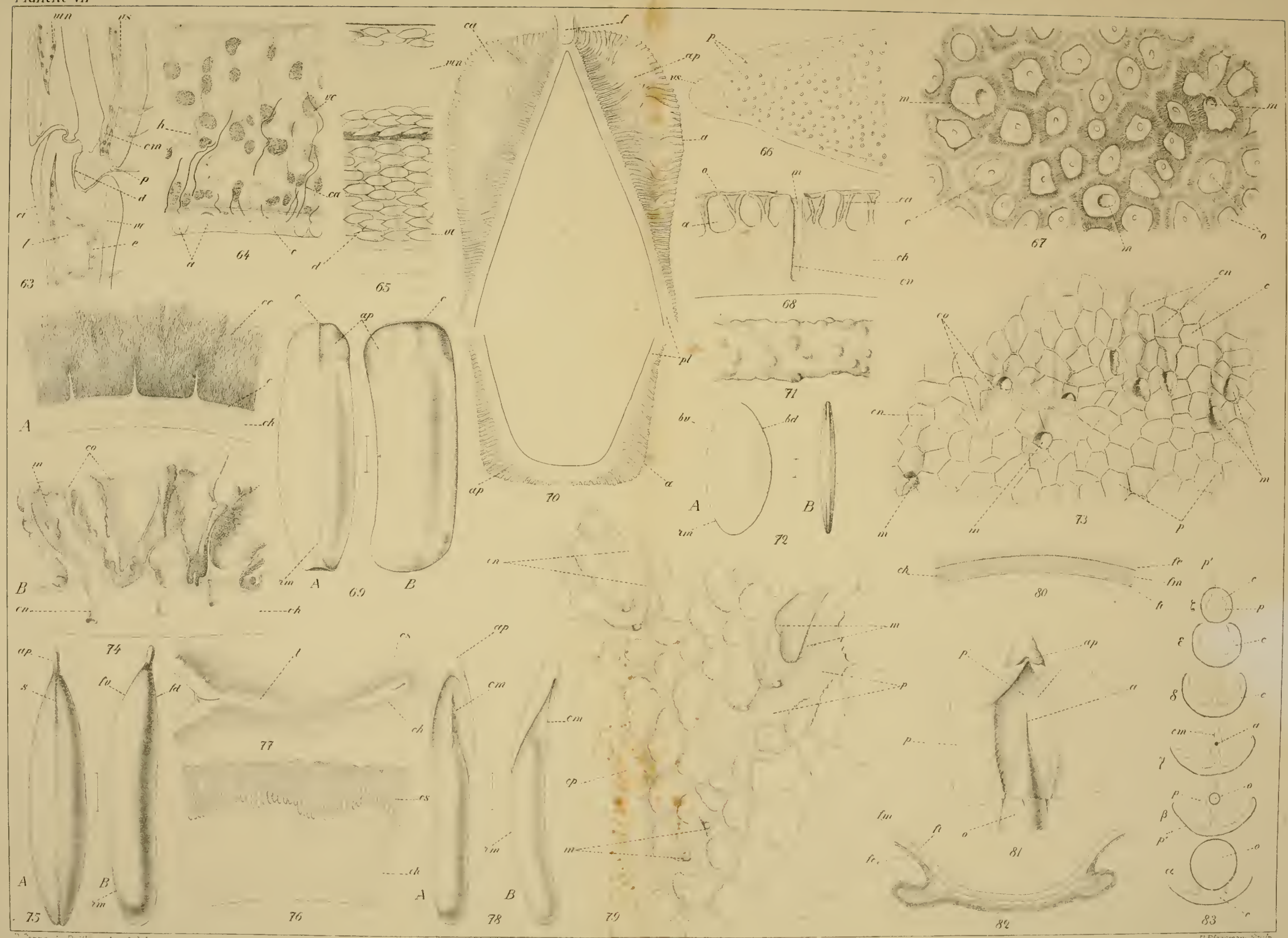
Planche VI.

P. Pappe de Baillon ad nat. del.

Lith. H. Jacob St Gilles-Brux.

F. Biesemans Sculp.

Planche VII

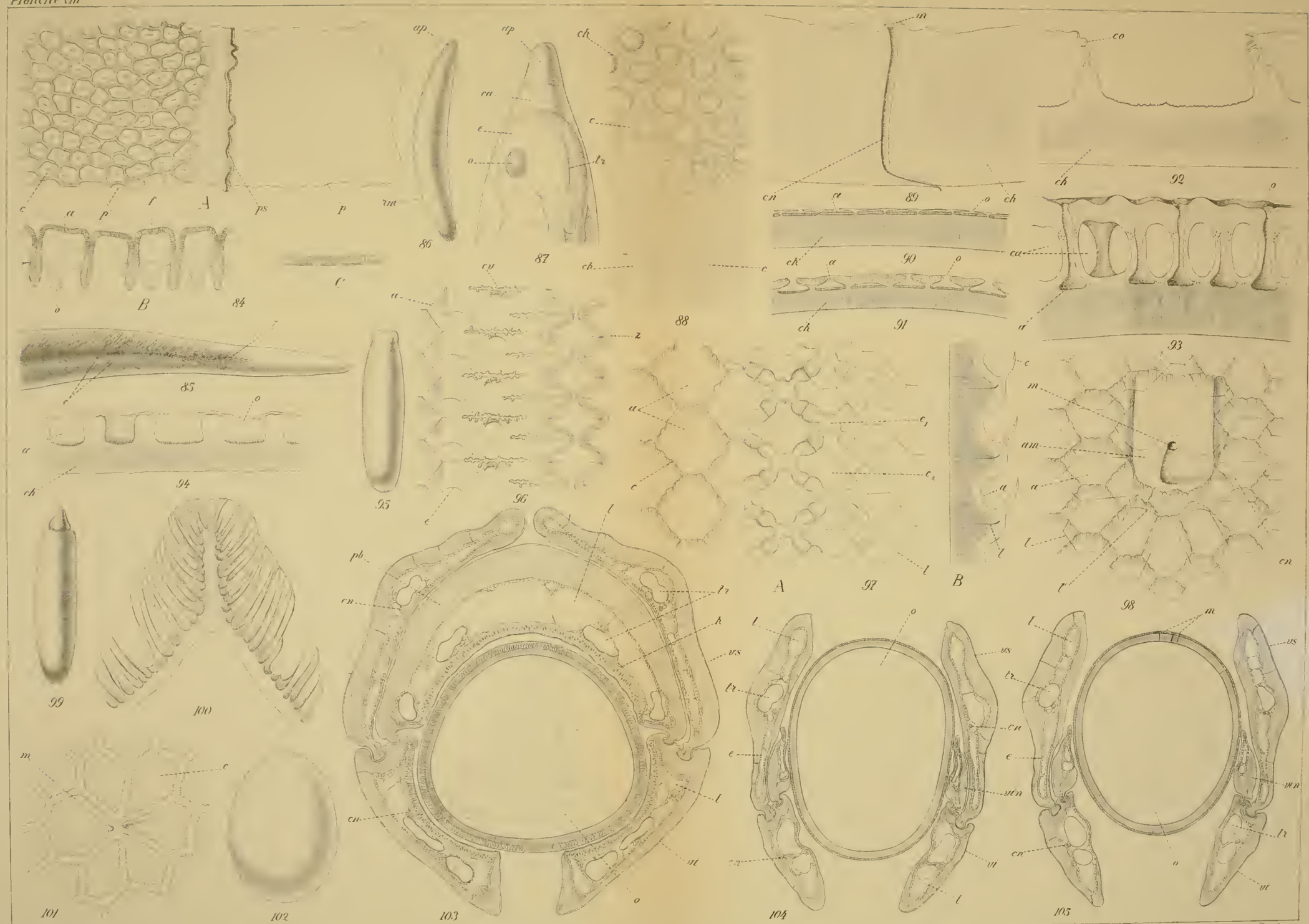



Cappe de Baillon ad nat. del.

Lith. H. Jacob Stuttler-Brux

P. Blesemans Sculp.

Planche VIII




P. Coppe de Baillon ad nat. del.

Lith. H. Jacob St Gilles-Brux.

F. Biesemans Sculp.

# ERRATA.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Pages 304 (ligne 37), 337 (lignes 26 et 28), 342 (ligne 9) 427 (ligne 29) | au lieu de | la var. | lire | le var. |
| Page 330 (lignes 14 et 15) | » | nombre ne dépassant 100 | » | nombre dépassant 100 |
| Page 341 (ligne 10) | » | à la var. | » | au var. |
| Page 368 (ligne 13) | » | § VI. | » | § IV. |
| Page 377 (ligne 3 de la note) | » | BOULIER | » | BOUBIER |
| Page 383 (ligne 23) | » | second | » | troisième |
| Page 383 (ligne 24) | » | troisième | » | second |
| Page 385 (ligne 23) | après | non alvéolisés | ajouter | et de chromosomes alvéolisés |
| Page 464 (ligne 31) | au lieu de | plus | lire | moins |
| Planche VI | » | Polypodiacées (194-213) | » | Polypodiacées (194-205 *c*) |

# LA CELLULE

# LA CELLULE

## RECUEIL

## DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXXI

2d FASCICULE

Recherches sur l'element
chromosomique dans la caryocinese somatique des Filicinees,
par Rene de LITARDIÈRE.

**Prix : 40 francs.**

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie.
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1921

# Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées

PAR

René de LITARDIÈRE

Docteur ès sciences naturelles
Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lille.

Institut Carnoy, Louvain. — Laboratoire du Professeur Grégoire.

(*Mémoire déposé le* 25 *juillet* 1920.)

# Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées

## INTRODUCTION.

Les paroles que Carnoy prononçait, le 5 mars 1887, à la Société belge de microscopie, n'ont certainement pas perdu toute leur actualité. « Malgré, disait-il, l'immense quantité de travaux qui ont été publiés sur la cellule depuis près d'un siècle, la cytologie — la science de la cellule — n'est point faite; elle se fait lentement, péniblement, au milieu, j'allais dire à la faveur, des innombrables contradictions dont ces travaux sont parsemés et qui ont fait dire, non sans quelque apparence de raison, qu'il est rare de rencontrer deux biologistes qui soient d'accord et qui marchent la main dans la main ».

Aujourd'hui encore la science de la cellule n'est pas faite. Si beaucoup de points sont définitivement acquis, nombre de problèmes restent obscurs, nombre d'hypothèses demandent confirmation.

« La cytologie, ajoutait Carnoy, en parodiant une phrase de Montaigne, est une de ces grandes personnes revêches, ardues et quinteuses, qui veulent être gagnées par beaucoup de soin, d'attention et de persévérance ».

Rien n'est plus vrai. Ce n'est qu'en travaillant sans relâche, en élargissant notre champ d'investigations, en reprenant avec une technique sûre l'examen d'objets qui paraissent aberrants, que l'on parviendra à asseoir cette science sur des bases inébranlables.

Parmi les groupes végétaux les moins étudiés, figure celui des Ptéridophytes. C'est sur lui qu'ont porté mes recherches, jusqu'à présent limitées aux Filicinées. Cependant je me suis trouvé entraîné à examiner plusieurs espèces de Phanérogames, soit pour contrôler certaines assertions des auteurs, soit pour y trouver des termes de comparaison.

Le présent mémoire contient les résultats de mes observations sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique; je réserve pour une publication ultérieure ceux relatifs aux cinèses de maturation.

Ce travail est divisé en trois parties. La première, précédée de quelques pages consacrées à l'indication des espèces que j'ai utilisées comme sujets d'étude, puis aux procédés de technique, est réservée à l'évolution caryocinétique des chromosomes; elle comporte : 1° un aperçu bibliographique concernant les plantes supérieures en général, puis les Ptéridophytes en particulier; 2° la relation des observations que j'ai faites et qui se rapportent à plus de soixante espèces appartenant à toutes les familles des Filicinées, sauf les Matoniacées dont je n'ai pu me procurer de matériaux. La deuxième partie traite du nombre, des dimensions et du groupement des chromosomes; cette partie comporte, de même que la première, un aperçu bibliographique et la relation de mes observations. Dans une troisième partie, j'ai examiné, à la lumière des faits que j'ai moi-même établis, la valeur des interprétations proposées au sujet des phénomènes chromosomiques et je me suis efforcé de les interpréter à mon tour de la façon la plus plausible. Enfin suivent des conclusions qui résument le travail.

Mes recherches ont été poursuivies au laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Poitiers, à la Station de Biologie végétale de Mauroc, près Saint-Benoît (Vienne), et au laboratoire de Cytologie du Professeur Grégoire, à l'Institut Carnoy de Louvain.

C'est pour moi le plus impérieux et le plus agréable des devoirs que d'affirmer ici mes respectueux sentiments de reconnaissance à MM. les Professeurs Grégoire et Maige pour les très précieux conseils qu'ils n'ont cessé de me prodiguer au cours de mes travaux. Je dois remercier tout particulièrement l'éminent cytologiste de Louvain d'avoir bien voulu m'accepter dans son laboratoire.

Je n'oublierai pas non plus ceux qui ont facilité ma tâche. M. le Professeur Lester Sharp, de la Cornell University, Ithaca, New-York, m'a aimablement procuré du matériel de *Marsilia quadrifolia* et m'a envoyé plusieurs notes bibliographiques. M. le Professeur Wilson Smith, de Toronto (Canada), a eu la gracieuseté de me communiquer quelques-unes de ses préparations d'*Osmunda regalis*. M. Boulenger, conservateur en chef au Muséum d'Histoire-Naturelle de Londres, a obligeamment mis à ma disposition, lors de mon séjour dans cette ville, des volumes appartenant à la bibliothèque du Muséum. M. le Dr de Tavel, de Berne, a bien voulu

identifier quelques Fougères exotiques que je lui ai soumises. M. le Professeur DE WILDEMAN, directeur du Jardin botanique de l'État à Bruxelles, la direction des Jardins royaux de Kew, m'ont permis de fixer du matériel pris dans les riches collections de ces établissements. Enfin M. AYLIES, inspecteur adjoint de l'Enregistrement à Corte, M. le Professeur CORBIÈRE, de Cherbourg, M. RALLET, instituteur à Prissac (Indre), M. WALTER, de Saverne, M. le Professeur WENT, d'Utrecht, ont eu la grande complaisance de m'envoyer des exemplaires vivants d'un certain nombre de Filicinées. A tous, j'adresse l'expression de ma plus vive gratitude.

# MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

## I. Matériel.

Les espèces qui m'ont servi comme objets d'étude sont les suivantes :

### Hyménophyllacées :

*Trichomanes reniforme* (Presl) Forst.
— *colensoi* Hook. f.
— *radicans* Sw.
*Hymenophyllum asplenioides* Sw.
— *demissum* (Forst.) Sw.
— *fucoides* Sw.
— *tunbridgense* (L.) Sm.

### Cyathéacées :

*Dicksonia antarctica* (Presl) Lab
*Cibotium regale* (Bak.) Linden
*Alsophila excelsa* R Br.
— *phalerata* Mart.
— *Marshalliana* Linden

### Polypodiacées :

*Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh.
*Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron. (*Nephrodium molle* R. Br )
— *Filix-mas* (L.) Schott subsp. *eu-Filix-mas* R. Lit. var. *crenata* (Milde) Hayek
— *Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* Newm. (*Lastrea pseudomas* Woll )
— *spinulosa* (Müll.) O. Ktze subsp. *dilatata* (Hoffm.) C Christen var. *oblonga* (Milde) R. Lit.

× *Dryopteris subalpina* (Borbás) R. Lit. (1) = *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* × *spinulosa* subsp. *dilatata* R. Lit.
— *setigera* (Blume) O. Ktze
*Oleandra articulata* (Sw.) Presl
*Nephrolepis exaltata* (L.) Schott
— — forma *Piersonii* Hort.
— — forma *Whitmanii* Hort.
*Saccoloma domingense* (Spr.) Prantl (*S. Plumieri* Christ.)
*Dennstædtia cornuta* (Kaulf.) Mett.
*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm.
— — forma *crispum* (Willd.)
— — forma *ramo-marginatum* (Hort.)
*Asplenium Trichomanes* L.
— *Adiantum nigrum* L. subsp. *nigrum* Heufl. var. *argutum* (Kaulf.) Heufl.
*Blechnum occidentale* L.
*Woodwardia radicans* (L.) Sm.
*Doodia aspera* R. Br.
*Pellæa viridis* (Forsk.) Prantl
*Adiantum capillus-veneris* L.
— *cuneatum* Langsd. et Fisch.
— *hispidulum* Sw.
*Pteris cretica* L.
— — var. *Ouvrardii* Hort.
— — var. *albo-lineata* Hort.
— *multifida* Poir. (*L. serrulata* L. f., non Forsk.)
— *dentata* Forsk. (*P. flabellata* Thbg.)
— *tremula* R. Br.
*Polypodium aureum* L.
— *vulgare* L. var. *commune* Milde
— — forma *cornubiense* (Moore) [*P. vulgare* var. *cornubiense* Moore; *P. vulgare* var. *elegantissimum* A. Stansf.]
× — *Schneideri* Hort. (non Christ) = *P. aureum* × *vulgare* forma *cornubiense*
*Platycerium bifurcatum* (Cav.) C. Christen. (*P. alcicorne* Desv.)

## Parkériacées :

*Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn.

(1) Cet hybride, auquel j'avais donné le nom de *Dryopteris Borbasii* (*Fougères des Deux Sèvres;* Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres, p. 80, 1910, et *Sur quelques Fougères françaises;* Bull. géogr. bot., p. 273, 1911) doit porter, dans le genre *Dryopteris*, conformément aux prescriptions du Congrès de Vienne de 1905, le nom de *D. subalpina*.

Schizeacées :

*Lygodium japonicum* (THBG.) SW.

Gleichéniacees :

*Gleichenia flabellata* R. BR.

Osmundacees :

*Leptopteris superba* (COL.) PRESL
*Osmunda cinnamomea* L.
— *regalis* L. var. *obtusiuscula* MILDE
— — var. *Plumieri* (TAUSCH.) MILDE

Salviniacees :

*Azolla caroliniana* WILLD.
*Salvinia auriculata* AUBLET
— *natans* (L.) ALL.

Marsiléacees :

*Marsilea quadrifolia* L.
— *Drummondii* A. BR.
*Pilularia globulifera* L.

Marattiacees :

*Angiopteris evecta* (FORST.) HOFFM.
— *D'Urvilleana* DE VRIES
*Marattia fraxinea* SM.

Ophioglossacées :

*Ophioglossum vulgatum* L.

J'ai utilisé presque toujours les extrémités de jeunes racines, mais quelquefois, à défaut de celles-ci, les extrémités de rhizomes ou les très jeunes feuilles (*Hymenophyllum*, *Trichomanes reniforme* et *Colensoi*, *Salvinia*).

## II. TECHNIQUE.

La fixation des matériaux a été faite « *in situ* », en général entre 9 heures et 10 heures ou vers 14 heures.

J'ai employé presque uniquement, comme fixateur, le liquide de FLEM-

MING, modifié selon la formule de BENDA-MEVES (1), liquide qui m'a toujours donné d'excellents résultats. Par comparaison, je me suis servi parfois des solutions forte et faible de FLEMMING, du picroformol de BOUIN et de l'alcool-acétique; mais je les ai abandonnés, sauf dans des cas exceptionnels, ainsi que la « *medium chromo-acetic solution* » de CHAMBERLAIN, que j'avais utilisée au début de mes recherches.

Le fixateur de BENDA, dont l'usage est encore bien peu répandu, ne saurait vraiment être trop recommandé pour l'étude des structures chromosomiques. Par suite de la très faible quantité d'acide acétique qui entre dans sa composition, il conserve parfaitement la structure des chromosomes, sans en amener le gonflement propre aux liquides contenant une quantité notable de cette substance. Pour les objets de petit calibre, comme sont, en général, presque toutes les racines de Fougères, ce fixateur permet aussi bien l'étude des noyaux centraux que périphériques.

La durée de fixation a été de 48 heures. Elle a cependant été réduite avec succès à 14 heures, et même 7 heures, pour les très petites racines d'*Azolla* et de *Pilularia*.

Après la fixation, les objets ont été lavés 2 heures au maximum à l'eau courante.

La déshydratation a été faite suivant la méthode habituelle. J'ai toutefois abrégé le temps d'immersion dans les alcools, sauf dans l'alcool à 80° où les objets restaient souvent de deux à trois jours (2); dans les alcools faibles ils étaient laissés une heure, une demi-heure dans l'alcool à 95°, une demi-heure également dans l'alcool absolu, dans le mélange d'alcool absolu et de chloroforme le temps nécessaire pour qu'ils tombent au fond du récipient, en général de cinq à dix minutes, parfois seulement une ou deux minutes, puis le même laps de temps dans le chloroforme pur.

Mis dans un mélange à parties égales de chloroforme et de paraffine à 52°, les matériaux ont été placés pendant cinq heures dans l'étuve à 35° en godets couverts; puis, de là, transportés à l'étuve à 55° dans de la paraffine pure, où je les ai laissés seulement dix minutes. Un long séjour dans

(1) Solution d'acide chromique à 1 % . . . . 45cc
Solution d'acide osmique à 2 % . . . . . 12cc
Acide acétique cristallisable . . . . . VI gttes.

(2) J'ai dû, pendant la guerre, laisser séjourner des racines plus d'un an et demi dans l'alcool à 80°; il n'en est résulté aucune altération de structure, ni aucune défectuosité en ce qui concerne la coloration.

le chloroforme et dans la paraffine chaude est pernicieux : il rend les objets cassants et peut altérer les structures nucléaires.

J'ai également employé, avec succès, une méthode d'enrobage beaucoup plus rapide :

| | |
|---|---|
| Alcool à 30° | 10 minutes dans chaque alcool. |
| — 50° | |
| — 70° | |
| — 80° | |
| — 95° | |
| — 100° | |
| Mélange d'alcool à 100° et de chloroforme . . . . . | 5 minutes. |
| Chloroforme . . . . . | 5 minutes. |
| Mélange de chloroforme et de paraffine (à 35°) . . . . | 1 h. 30. |
| Paraffine pure . . . . . | 10 minutes. |

Les blocs ont été le plus souvent débités à 4 μ ou à 5 μ.

Avant la coloration, les préparations ont toujours été passées à l'eau oxygénée (solution fraiche officinale à 12 volumes). En général une action de vingt à trente minutes a été suffisante, mais par contre, pour certaines espèces comme *Phyllitis Scolopendrium*, *Oleandra articulata*, *Dicksonia antarctica*, *Osmunda regalis*, etc., qui possèdent dans le périblème et dans le dermatogène de leur racine une grande quantité de gouttelettes graisseuses, un séjour prolongé de plusieurs heures est nécessaire; il ne s'en suit du reste aucune altération apparente.

Je me suis servi constamment de la coloration à l'hématoxyline ferrique d'Heidenhain, avec mordançage de six à douze heures dans l'alun de fer (solution aqueuse à 2,5 %) et en général séjour de vingt-quatre heures dans le bain d'hématoxyline (solution aqueuse à 0,5 %). Après la régression, un lavage de quelques minutes à l'eau est amplement suffisant.

Dans certains cas, il est bon soit de faire deux lots de préparations, les unes assez régressées pour étudier les chromosomes métaphasiques ou anaphasiques qui retiennent fortement le colorant, de même que pour les stades du début de la télophase, les autres où la régression a été moins poussée pour l'étude des noyaux interphasiques ou quiescents et ceux de la prophase, soit, ce qui est plus simple, et ce que j'ai fait maintes fois, de décolorer et

de recolorer une même préparation suivant les figures sur lesquelles on veut porter son attention.

La triple coloration de Flemming donne des résultats bien moins favorables pour l'étude de l'élément chromosomique que celle d'Heidenhain, elle est en outre très aléatoire ; aussi en ai-je complètement rejeté l'emploi.

# PREMIÈRE PARTIE.

## Évolution caryocinétique des chromosomes.

### I. APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE.

Avant de commencer l'exposé de l'état de nos connaissances sur les phénomènes concernant l'évolution caryocinétique des chromosomes (1), il est indispensable d'indiquer la nomenclature que nous suivrons pour dénommer les différentes périodes de cette évolution, tant au cours de cet aperçu bibliographique que dans le reste du mémoire.

Les processus de la caryocinèse somatique, on le sait, ont été divisés en plusieurs phases : *prophase*, *métaphase*, *anaphase*. Un *stade quiescent* et un *stade interphasique* ont également été distingués pour désigner l'état du noyau qui n'est pas en division.

Avec LUNDEGÅRDH (1912) et SHARP (1914 [A]), je réserverai le terme de stade d'*interphase* pour les noyaux des régions méristématiques qui sont encore appelés à se diviser, soit sans période d'arrêt, soit après une courte période, appliquant le terme de noyaux *quiescents* aux noyaux des régions sous-méristématiques dont l'activité cinétique est fort ralentie ou même qui ne se diviseront plus.

On peut dire, d'une manière générale, que les phénomènes chromosomiques qui se déroulent durant la *télophase* (et débutent parfois dès l'anaphase) sont caractérisés par une sorte de *dispersion* de la substance des chromosomes, ceux-ci se défaisant, pour ainsi dire, graduellement; la *prophase* comporte inversement une reconcentration de la substance chromosomique.

VEJDOVSKÝ (1907, 1912) a créé deux termes pour désigner ces phénomènes : *Katachromasis* et *Anachromasis* (2). Aucun auteur n'a encore suivi

(1) Je ne mentionnerai que les résultats des travaux effectués sur les végétaux supérieurs. J'indiquerai cependant quelques interprétations de portée générale établies pour des végétaux non vasculaires, parfois même pour des animaux.

(2) VEJDOVSKÝ emploie aussi indifféremment « *Katachromase* » et « *Anachromase* ».

le cytologiste tchèque, mais il m'a semblé que la reprise de ces noms était fort utile et ceci d'autant plus qu'ils caractérisent parfaitement l'état du noyau pendant les périodes de télophase et de prophase.

Je conserverai néanmoins les termes *télophase* et *prophase* pour distinguer des *périodes caryocinétiques*, car ceux de *catachromase* et d'*anachromase* ne représentent que *l'un des processus* appartenant d'un côté à la télophase, de l'autre à la prophase.

Il faut d'ailleurs remarquer que si l'anachromase coïncide entièrement avec la période prophasique, la catachromase peut, dans un certain nombre d'espèces, tout en demeurant le phénomène essentiel de la télophase, empiéter sur l'anaphase.

Les termes *métaphase* et *anaphase* peuvent sans inconvénients être conservés, pensons-nous, dans une étude d'évolution chromosomique.

Je résumerai dans le tableau suivant la terminologie ci-dessus exposée :

| **Périodes d'évolution caryocinétique** | **Phases d'évolution chromosomique** |
|---|---|
| Prophase . . . . . | Anachromase ou phase anachromasique |
| Métaphase . . . . . | Métaphase — métaphasique |
| Anaphase . . . . . | Anaphase — anaphasique |
| Télophase . . . . . | Catachromase — catachromasique |
| **Période de non évolution caryocinétique** | Interphase<br>État quiescent |

Je commencerai toujours l'exposé des processus chromosomiques, ainsi que l'ont fait en particulier Grégoire, Dehorne, Melle Digby (1919), en envisageant en premier lieu la catachromase, car c'est à la lumière des phénomènes catachromasiques qu'il est seulement possible d'interpréter les autres avec sûreté.

Dans une première section j'envisagerai ce qui a trait aux plantes supérieures en général, puis dans une deuxième section le résultat des travaux concernant les Ptéridophytes en particulier.

## SECTION I.

### § I. La catachromase.

Les phénomènes qui se déroulent postérieurement au « tassement polaire », au moment où le noyau-fille se reconstitue, sont les phénomènes

essentiels, pour ainsi dire, de toute l'évolution chromosomique, puisque, suivant le mode par lequel ils procèdent, il s'en suit une marche différente des stades ultérieurs.

Ils ont été envisagés de façons diverses par les auteurs, et alors que pour les uns les éléments chromosomiques persisteraient, mais en subissant ordinairement des modifications assez profondes de leur structure, pour les autres ils se dissoudraient totalement ou en majeure partie. Nous diviserons donc notre exposé d'après ces deux points de vue.

## A. Persistance de l'élément chromosomique.

Les diverses modalités, signalées par les cytologistes qui admettent la persistance d'une structure chromosomique après la télophase, peuvent se grouper comme suit :

1° Les chromosomes subiraient une *alvéolisation* de leur substance, devenant ainsi des *bandes alvéolisées*.

2° Ils seraient le siège d'une *division longitudinale*, division qui aurait son effet à l'anaphase de la cinèse suivante.

3° Ils se transformeraient en *éléments spiralés*, soit *simples*, soit *doubles*; ce dernier cas constituerait une modalité du type précédent.

4° Ils se segmenteraient en *granules*, se présentant suivant les cas en séries *doubles* ou en séries *simples*.

5° Ils ne subiraient qu'un seul *étirement* de leur substance ou bien un processus d'écoulement amenant la formation d'agrégats chromatiques, ou encore ne présenteraient guère de modifications morphologiques.

### 1° Alvéolisation.

C'est en 1898, dans le mémoire d'Eismond, relatif aux blastomères de l'œuf d'Axolotl, que l'on trouve pour la première fois la description d'une alvéolisation des chromosomes à la période télophasique, alvéolisation pouvant se produire dès la métaphase et même à la fin de la prophase : ce phénomène n'est d'ailleurs pas considéré par l'auteur comme le début de la division longitudinale des chromosomes.

L'année suivante, Němec observe, cette fois chez les végétaux, dans l'*Allium Cepa*, un processus semblable, un refoulement de la chromatine à la périphérie du chromosome, celui-ci présentant alors une série axiale d'alvéoles.

Ces aspects d'alvéolisation, seulement entrevus du reste par les cytologistes précédents, et dont ils n'ont pas suivi exactement l'évolution ultérieure, ont été par la suite décrits en détail dans le *Trillium grandiflorum* par Grégoire et Wygaerts (1903, 1904), puis retrouvés dans un certain nombre d'espèces d'Angiospermes, Gymnospermes et Ptéridophytes : divers *Allium* (Grégoire, 1906, et Němec, 1910), *Paris quadrifolia* (Grégoire, 1906, et Bolles Lee, 1913) (1), *Galtonia candicans* (Melle Digby, 1910), *Hyacinthus orientalis* (R. de Litardière, 1913), *Najas marina* (Clemens Müller, 1912), *Podophyllum peltatum* (Overton, 1909 B et 1911), *Vicia Faba* (2) (Sharp, 1914 A), *V. cracca* (Sakamura, 1914), *Crepis virens* (de Smet, 1914), *Picea canadensis* (Hutchinson, 1915), *Dryopteris mollis* (Yamanouchi, 1908 A, B), *Osmunda cinnamomea* (Yamanouchi, 1910), *Marsilea quadrifolia* (Sharp, 1914 B).

Qu'il me suffise de rappeler ce qui se passe dans le *Trillium*. « Le corps des bâtonnets, disent Grégoire et Wygaerts (1904), se montre comme partagé en des compartiments très irréguliers par des lignes plus colorées limitant des espaces plus pâles », puis ces espaces « deviennent tout à fait clairs et paraissent nettement comme des cavités creusées à l'intérieur du bâtonnet, remplies d'un liquide assez réfringent et entourées par la substance chromatique ». Le jeune noyau est une cavité vacuolaire limitée par une membrane de condensation cytoplasmique « et remplie d'un liquide dans lequel plongent une série de *bandes chromosomiques* alvéolisées ; celles-ci sont réunies entre elles par des anastomoses, qui ne sont autre chose que de la substance chromosomique étirée ».

Les phénomènes observés par Grégoire (1906) dans les *Allium* seraient identiques, mais les alvéoles se trouveraient distribuées en une seule rangée suivant l'axe du chromosome.

L'alvéolisation décrite dans les autres espèces que j'ai mentionnées plus haut serait semblable à celle de ces plantes. Melle Digby n'admet pas toutefois, dans le *Galtonia*, une alvéolisation de tous les chromosomes « si schématique » que celle indiquée par Grégoire. Tantôt, dit-elle, la portion

(1) Nous verrons dans un instant que Bolles Lee admet, après le phénomène d'*alvéolisation*, une *spiralisation* du chromosome.

(2) Les dessins — extrêmement schématiques — donnés par Franck (1911) pour cette même espèce, ne comportent pas d'alvéolisation à la catachromase, bien que l'auteur figure des bandes alvéolisées anachromasiques nettement caractérisées. J'ajouterai que c'est également dans le *Vicia Faba* que Karpoff (1904) décrit des « *bandes stellaires* » constituées par une série de « *plaques chromatiques* » creuses, fausse interprétation de l'alvéolisation, ainsi que l'a démontré Grégoire (1906).

centrale des segments chromosomiques se dissout, laissant les côtés comme des filaments parallèles, tantôt de larges alvéoles peuvent apparaître dans la « linine », ou bien encore la substance se brisera en petites particules arrondies qui seront parallèles entre elles. D'après OVERTON (1909[B] et 1911), dans le *Podophyllum peltatum*, les alvéoles sépareraient les granules chromatiques qui, antérieurement, seraient étroitement pressés dans le substratum lininien du chromosome.

### 2° Division longitudinale catachromasique.

Un certain nombre d'auteurs considèrent les phénomènes d'alvéolisation qui se produisent au sein du chromosome en catachromase, soit qu'ils débutent à l'anaphase ou encore dès la métaphase, non pas comme une *modification transitoire* de l'élément chromosomique, mais bien comme un véritable *clivage longitudinal*, séparant deux chromosomes-filles qui resteraient tels jusqu'à la dissociation de chaque moitié à l'anaphase de la cinèse suivante.

HOF (1898) est le premier qui, pour les végétaux, ait assigné une origine télophasique à la division longitudinale des chromosomes (1). Cette interprétation a été établie d'après ses observations sur l'*Ephedra major*, dont il donne une description détaillée au point de vue caryocinétique, et aussi sur les *Ephedra fragilis* et *altissima*, les *Pteris arguta*, *dentata (flabellata)* et *gigantea*, le *Vicia Faba*, espèces chez lesquelles, d'après lui, les processus sont identiques à ceux qu'il a observés dans l'*Ephedra major*.

LUNDEGÅRDH, dans son travail sur l'*Allium Cepa* et le *Vicia Faba* (1910) et dans ses recherches ultérieures (1912), M^lle^ FRASER et SNELL (1911 (2), *Vicia Faba*), GRANIER et BOULE (1911[A], *Endymion nutans*, *Hyacinthus orientalis*, *Galtonia candicans*, et 1911[B], divers *Impatiens*, en particulier *I. glanduligera*), DEHORNE (1911, *Allium Cepa*), FRISENDAHL (1912, *Myricaria germanica*), VON SCHUSTOW (1913[A] et 1913[B], *Allium Cepa*), REED (1914, *Allium Cepa*) et M^lle^ DIGBY (1919, *Osmunda regalis* var. *palustris*) admettent que les phénomènes se produisant au sein du chromosome à la télophase ou à l'anaphase ou même dès la métaphase (GRANIER et BOULE) sont ceux d'une division longitudinale.

(1) Thèse déjà soutenue en ce qui concerne la Salamandre par VAN BENEDEN (1887) et REINKE (1894).

(2) Dans son mémoire de 1914, M^lle^ FRASER (M^me^ GWYNNE-VAUGHAN) arrive aux mêmes conclusions et étudie les cinèses maturatives de la Fève, avec comme point de départ la division longitudinale à la dernière télophase préméiotique.

Mlle Digby (1910) pense que, dans le *Galtonia candicans*, l'alvéolisation des chromosomes a peut-être la valeur d'une division longitudinale, car les espaces qui séparent les rangées parallèles de chaque bande à l'anachromase doivent sans doute, d'après l'auteur, devenir, lorsque les côtés se rapprochent, ceux de la scission. Par la suite (1912), elle a admis complètement cette interprétation.

Beer (1912), pour le *Crepis virens*, sans être absolument affirmatif, croit également que la « division » qui affecte les chromosomes à la télophase doit être identique à celle réapparaissant à la prophase de la cinèse suivante et marquant la ligne de séparation entre les chromosomes-filles; cependant, il admet que les chromosomes ne s'alvéoliseraient pas tous et que dans ce cas il n'existerait point, à la prophase, de dualités avant l'apparition de la division longitudinale.

Pour Mlle Digby (1910 et 1919), les moitiés longitudinales des chromosomes ne restent pas homogènes durant la période télophasique, mais se résolvent en granules de plus en plus petits; d'autre part, elles s'écartent les unes des autres.

Selon Reed (1914), les moitiés perdent peu à peu leur chromatine, qui se concentre dans les nucléoles; le contenu nucléaire arrive ainsi, à l'interphase, à n'être plus constitué que d'un fin réticulum différant très peu de celui du cytoplasme.

### 3° Spiralisation.

La thèse de la spiralisation a été soutenue en 1908 et en 1911 par Mlle Bonnevie (*Allium Cepa*, *Ascaris megalocephala* et *Amphiuma sp.*); d'après elle, les chromosomes donneraient naissance à un filament chromatique endogène, disposé en spirale.

Une interprétation semblable avait été émise précédemment par Janssens (1901) pour les Tritons, chez lesquels ce cytologiste décrit également la formation d'un filament endogène spiralé.

Bolles Lee (1913), dans la division post-maturative des grains de pollen du *Paris quadrifolia*, admet bien une alvéolisation de la substance chromosomique, mais par la suite chaque chromosome se transformerait en un long et fin filament spiralé. Le chromosome alvéolisé s'allongerait, et, à mesure qu'il s'allongerait, s'enroulerait en spirale, « comme le fait une tige de vorticelle ». Il y aurait transformation intégrale de l'élément alvéolisé.

Selon VEJDOVSKÝ (1912), d'après des recherches basées surtout sur l'*Ascaris*, le chromosome télophasique serait constitué tout d'abord par une partie achromatique autour de laquelle est enroulée une fibre chromatique ou *chromonema*; il se produirait ensuite une dissolution de la substance achromatique qui formerait l'enchylème nucléaire, puis se différencierait un nouveau cordon achromatique.

Tous les auteurs précédents envisagent une *spiralisation simple*, c'est-à-dire que chaque chromosome donnerait naissance à *un seul filament spiral*. Pour DEHORNE (1911), au contraire, aux dépens de chaque anse chromosomique qui s'est *subdivisée* à l'anaphase se formerait « une paire de filaments spiralés qui semble tourner autour d'une cavité à section plus ou moins quadrangulaire ».

### 4° Scission en granules.

L'interprétation de Mlle MERRIMAN (1904) est bien connue; il me suffira de la rappeler en quelques mots : chez l'*Allium Cepa*, à la télophase et même dès l'anaphase, il se produirait une scission du chromosome en une série de granules; le chromosome deviendrait ainsi constitué par des groupes quaternes de ces granules disposés longitudinalement, les granules en tétrade étant réunis entre eux et avec les autres groupes par des filaments linniens.

Dans divers *Primula (P. floribunda, verticillata*, leur hybride *kewensis* et autres formes hybrides dérivées de ce dernier), Mlle DIGBY (1012) décrit également un processus de segmentation en parties granuleuses arrondies; ces granules se fragmenteraient en particules de plus en plus petites. Lorsque le noyau est près d'atteindre le stade de « repos », on le verrait occupé par des filaments linniens sur lesquels se porteraient les granulations.

Mlle DIGBY a indiqué pour le *Crepis virens* (1914) une évolution à peu près semblable : les chromosomes se transformeraient d'abord en un spirème granuleux plus ou moins continu, puis, peu à peu, se résoudraient en un fin précipité également granuleux (1).

(1) Mlle DIGBY admet aussi, comme nous l'avons vu, pour le *Galtonia candicans* et l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, une scission des chromosomes en granules, mais ce processus serait postérieur à celui de la division longitudinale, qui est fondamental, de telle sorte que nous avons mentionné cette interprétation à propos de la division longitudinale catachromasique.

5° Etirement, processus aboutissant à la formation d'agrégats chromatiques et absence de modifications morphologiques.

Dans les espèces à chromosomes petits ou grêles, les auteurs ont décrit, en général, une transformation peu accentuée : les chromosomes, tout en s'anastomosant entre eux, ne subiraient qu'un certain étirement, accompagné sur une portion de leur longueur d'une perte de chromaticité. C'est ce qui a été indiqué en particulier par Martins Mano (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum*), Sijpkens (1904, *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*), Berghs (1909, *Marsilea macra* et *Drummondii*), Gates (1912, *Œnothera lata*), Beer (1913, *Equisetum arvense*).

A cette modalité peuvent être rattachées les interprétations des cytologistes qui admettent la présence dans le noyau interphasique d'agrégats chromatiques, qu'ils soient en même nombre que les chromosomes ou en nombre supérieur. Dans le premier cas, ils constituent ce que certains appellent des *prochromosomes*, dans le second ce que d'autres considèrent comme *centres chromatiques, agrégats chromatiques* ou *parties de prochromosomes*. Je ne veux pas m'étendre ici sur cette question, parce que la littérature en a été passée en revue à maintes reprises. Disons que, d'une façon générale, l'évolution chromosomique est alors envisagée comme suit : ou bien les chromosomes ne subiraient pas de modifications catachromasiques notables et ne feraient que s'anastomoser, se trouvant ainsi reliés par des tractus, chromatiques suivant les uns, lininiens suivant les autres; ou bien la chromatine, coulant sur le substratum chromosomique et s'y accumulant en certains points, apparaîtrait sous l'aspect de petites masses de dimension et de forme variables, celles-ci existant donc en nombre supérieur à celui des chromosomes qui leur ont donné naissance et se trouvant reliées entre elles par des filaments de nature lininienne, d'après plusieurs auteurs. Cette dernière modalité tend donc, si on admet un morcellement plus considérable encore des masses chromatiques, à celle que nous avons exposée précédemment sous le nom de thèse de « scission en granules » et se rapproche surtout de l'interprétation donnée par Mlle Digby. Pour ce qui est de la première, l'exemple le plus saillant qui en ait été fourni est celui du *Carex aquatilis* (Stout, 1912). Dans cette plante, les chromosomes ne subiraient, durant la catachromase, aucune modification de leur forme : ils se présenteraient comme de petites masses plus ou moins ellipsoïdales alignées en séries et finement anastomosées par des tractus lininiens.

#### Indépendance ou aboutement des chromosomes

Les chromosomes, selon les auteurs, ou bien demeureraient indépendants à la période télophasique, ou bien formeraient, par union de leurs extrémités, un peloton continu. Cette dernière interprétation, qui avait autrefois de nombreux partisans, ne trouve guère aujourd'hui que quelques rares défenseurs : Melle Merriman (1904) et Reed (1914) pour l'*Allium Cepa*, Overton (1909[B], *Podophyllum peltatum)*, Melle Fraser et Snell (1911, *Vicia Faba)*, Allen (1912, *Polytrichum juniperinum)*, Walker (1913, *Polytrichum formosum)*, Woodburn (1915, *Mnium affine* var. *ciliare)*.

#### Les anastomoses.

Dans toutes les espèces, sauf le *Podophyllum peltatum* (Overton, 1909[B]), on a décrit comme phénomène catachromasique la formation d'anastomoses entre les chromosomes qu'ils soient de petites masses, des cordons plus ou moins étirés, enfin des bandes alvéolisées.

La genèse des anastomoses a été envisagée suivant deux modalités : pour les uns (Němec, 1899; Van Wisselingh, 1899; Boveri, 1904), elles seraient le résultat d'une émission pseudopodique du chromosome; pour les autres, elles représenteraient des tractus d'étirement produits entre les éléments qui, jusqu'alors en contact, se séparent au début de la catachromase. J'indiquerai comme partisans de cette dernière manière de voir : Grégoire et Wygaerts (1903, 1904), Martins Mano (1905), Grégoire (1906), etc.; quant à Strasburger (1905), Dehorne (1911), Clemens Müller (1912) et Sharp (1914[A]), ils admettent l'existence des deux processus.

## B. Dissolution de l'élément chromosomique.

Les auteurs dont je vais exposer maintenant les idées considèrent les aspects catachromasiques, non comme le résultat d'une dispersion chromosomique, mais bien comme les diverses étapes d'une dissolution de ces éléments, dissolution qui sera presque complète à la fin de la période télophasique.

Von Tellyesniczky (1902, 1905) est le promoteur de cette théorie. Pour lui, la dissolution épargnerait seulement quelques granulations chromatiques ou *caryosomes*, demeurant libres au sein de l'enchylème nucléaire. Le noyau, au terme des transformations chromosomiques, ne montrerait donc pas le réseau ou les filaments que l'on y décrit d'habitude, mais seu-

lement du suc nucléaire dans lequel plongeraient des nucléoles et des caryosomes.

Cette thèse a été reprise, en 1910 et 1912, par P. Della Valle dans des mémoires consacrés à une interprétation physico-chimique des phénomènes caryocinétiques. Il considère les processus catachromasiques comme des phénomènes d'une véritable dissolution colloïdale progressive. Ainsi s'expliquent réellement, dit-il, les images de vacuolisation irrégulière et variable, de découpure en franges que l'on a pu, en se fiant à des aspects de fixation et en y mettant un peu de bonne volonté, interpréter comme des pseudopodes, des réseaux, des divisions longitudinales ou des formes hélicoïdales. « Le noyau télophasique, dit-il encore (1912), possède tous les caractères de la dissolution des colloïdes solides ou des cristaux d'albuminoïdes : augmentation de volume, diminution de la netteté des contours, corrosion, etc. ». Il s'en suivrait un noyau de structure homogène contenant toute la substance chromosomique en dissolution, avec des particules infinitésimales visibles seulement à l'ultra-microscope. Les différenciations nucléaires observées sur le vivant, prétend le cytologiste de Naples, « ne doivent pas avoir une autre signification que celle que possèdent les structures fluides pour les roches ignées ou mieux les nuées qui se forment, changent et se dissolvent rapidement dans l'azur d'un ciel d'été » ! Della Valle admet cependant que parfois, lorsque la période interphasique est de courte durée, la dissolution peut ne pas être tout à fait complète.

Champy, dans ses études sur les Batraciens (1911 et 1913), s'est rangé également à cette manière de voir. « Les chromosomes, dit-il, groupés en paquet dans chaque cellule-fille, s'accolent les uns aux autres et s'entourent d'une membrane. La chromatine se fragmente peu à peu en petits grains et une substance albuminoïde et colorable se dissout certainement dans le suc nucléaire, qui devient de plus en plus dense. La substance fondamentale, le substratum visqueux des chromosomes, paraît se réunir en une masse qui reconstitue vers le sommet du fuseau le nucléole ou le plus souvent un certain nombre de nucléoles qui semblent devoir ensuite confluer en un seul, ou dont un seulement persistera ou grossira ».

Ce dernier auteur s'est par suite vivement élevé contre l'existence d'une structure quiescente propre. A son avis, le réseau que l'on observe dans les noyaux est complètement artificiel et il en donne pour preuves : 1° que l'on ne voit pas de réseau dans les noyaux examinés à l'état frais, mais qu'il est bien apparent sur des préparations fixées et même non colorées ; 2° que le

réseau se présente avec des aspects variables suivant les réactifs employés et suivant les couches de la préparation, les structures réticulées s'observant toujours au centre, partie mal fixée dans les pièces un peu volumineuses. Pour CHAMPY, le noyau au stade de repos, lorsqu'il est bien fixé, renferme, indépendamment des nucléoles, de fines granulations chromatiques en général arrondies plongeant dans un suc homogène et légèrement colorable. Dans les noyaux centraux, au contraire, le suc a été précipité sous forme d'un réseau qui a englobé dans ses travées les grains de chromatine; entre les mailles, il n'y a rien naturellement. « J'éviterai d'ailleurs, dit l'auteur, d'attribuer une importance excessive aux petits granules de chromatine qui semblent le plus souvent n'être dus qu'à une sorte de précipitation ou plutôt de cristallisation des substances contenues dans le suc nucléaire. »

Ces interprétations ont été formulées à l'occasion de recherches sur des animaux, en particulier les Batraciens, mais leurs auteurs, tout au moins DELLA VALLE, leur assignent une portée générale. Elles ont été plus spécialement appliquées aux végétaux (diverses Graminées) (1) par NAKAO (1911). Dans ces plantes, le noyau au terme ultime de catachromase ne montrerait, à part un gros nucléole, aucune structure définie; il se colorerait seulement d'une façon un peu plus intense que le cytoplasme environnant.

## § II. L'interphase.

Les noyaux interphasiques sont envisagés par la majorité des cytologistes, contrairement à ceux qui admettent une dissolution chromosomique, comme comprenant une organisation cohérente, provenant des chromosomes télophasiques. On y décrit, suivant les cas, un amas de filaments spiralés, un réseau achromatophile portant des granules chromatiques, ou bien en totalité achromatophile, un « réseau » composé de bandes ou de filaments plus ou moins anastomosés entre eux, ce qui les rend souvent « indiscernables », soit encore de petites masses, elles aussi plus ou moins finement anastomosées. Il y a lieu d'ajouter que ces auteurs sont loin d'envisager la constitution de l'élément chromosomique de la même façon : pour les uns, les filaments ne sont formés que de substance chromatique, épaissie par endroits; pour d'autres, ils comprendraient un substratum achromatophile, soit imprégné complétement de substance chromatique, tout au moins dans

(1) *Hordeum distichon, Triticum vulgare, Secale cereale.*

les noyaux qui n'ont pas perdu toute faculté de se diviser, soit portant de place en place des corpuscules de chromatine; enfin certains cytologistes considèrent le réseau ou les filaments comme entièrement achromatophiles et pensent que la substance chromatique se trouve contenue dans les nucléoles.

## § III. L'anachromase.

Nous avons à envisager d'abord le mode de formation des chromosomes définitifs, puis la division longitudinale.

### A. Formation des chromosomes définitifs.

Suivant l'idée que les auteurs se font des phénomènes de la catachromase, soit alvéolisation, division longitudinale, spiralisation, scission en granules, simple étirement des éléments chromosomiques ou enfin dissolution, les diverses interprétations qui ont été proposées pour l'explication des processus anachromasiques peuvent se ramener aux thèses suivantes :

1° L'élément chromosomique, au début de l'anachromase, présente la forme de *bandes alvéolisées*; celles-ci *se concentrent progressivement* en gardant leur épaisseur et en perdant peu à peu leur structure alvéolaire, jusqu'à ce qu'elles deviennent des chromosomes définitifs dans lesquels se produit assez tardivement la division longitudinale; ou bien ces bandes donnent naissance par *répartition irrégulière* de leur substance à un *filament en zigzag* qui subit la division longitudinale avant de devenir un chromosome définitif.

2° L'élément chromosomique apparaît constitué de *deux moitiés*, d'origine télophasique ou anaphasique ou même métaphasique, qui *demeurent telles durant toute l'évolution du noyau prophasique*.

3° L'élément chromosomique n'est pas formé par des bandes ou des éléments doubles, mais par un *filament spiral simple* dans lequel s'effectue à un moment donné la division.

4° L'élément chromosomique est représenté au début des phénomènes anachromasiques par des séries *doubles* ou *simples de granules*, qui se soudent ensuite les uns aux autres ou dont la substance coule sur les tractus lininiens qui les relient.

5° Les chromosomes s'édifient progressivement à partir de *filaments simples, non spiralés*, qui ont subi seulement un étirement de leur substance, ou bien à partir d'*agrégats chromatiques*.

6° Il se forme graduellement, aux dépens du « *sol* » *chromatique* qui marque la fin de la catachromase, un ou deux cordons spirématiques.

Reprenons avec plus de détails ces différentes interprétations.

### 1° Bandes alvéolisées donnant naissance à des chromosomes définitifs ou à des filaments en zigzag.

La présence de bandes chromosomiques alvéolisées à l'anachromase a été bien mise en relief par Grégoire et Wygaerts (1903, 1904) dans le *Trillium grandiflorum*. Ces bandes seraient « identiques à celles de la télophase précédente qui, après être devenues « *indiscernables* », mais non confondues dans le réseau du repos, se dégagent de nouveau au début de la cinèse ». Elles donneraient naissance par un procédé de « concentration graduelle » aux chromosomes : « la substance chromatique éparse dans les lamelles ou filaments qu'elle constitue, *se ramasse* progressivement sur elle-même; les différentes parties chromatiques rentrent pour ainsi dire les unes dans les autres, en oblitérant de plus en plus les cavités ou espaces alvéolaires qui les séparent. Et ce procédé se continue jusqu'à la constitution de bâtonnets homogènes, de contour lisse et n'ayant gardé aucune trace de leur structure primitive » (1).

Grégoire et Wygaerts (1904), à côté de ce type d'évolution, en ont observé un autre, et ceci dans certains noyaux de la région extérieure de la coiffe qui sont peu développés, mais jamais dans la zone des divisions actives; il consiste en une concentration avec formation de « parties minces » à « contours très irréguliers, portant de-ci de-là des portions plus épaisses ».

En 1906, Grégoire a montré l'identité du processus existant dans les *Allium* avec celui offert par le *Trillium grandiflorum*. De même que chez cette dernière espèce, la concentration des bandes lui a présenté deux modalités, soit que la bande « conserve, jusqu'au moment où elle devient *ruban chromosomique définitif*, une structure alvéolaire », le tronçon chromosomique gardant tout le temps une certaine épaisseur, soit au contraire que la bande „ semble se dérouler en un filament mince, fort allongé et présen-

(1) Grégoire et Wygaerts (1903 B, p. 36).

tant un contour en zigzag, comme s'il était constitué d'une série de petits arcs de cercle placés bout à bout ».

Ces deux modalités n'ont pas, par la suite, été admises par tous les auteurs, et si Melle Digby (1910) les constate également dans le *Galtonia candicans*, ainsi que Němec (1910) dans l'*Allium Cepa*, Clemens Müller (1912) n'observe dans le *Najas marina* qu'une condensation directe des bandes sans passage à des filaments en zigzag. Overton (1909[B], *Podophyllum peltatum)* et Sakamura (1914, *Vicia Cracca)* ne font pas mention non plus de cette dernière transformation.

Grégoire, d'autre part, à la suite de recherches nouvelles sur les *Trillium*, *Galtonia* et *Allium*, dont il a publié le résultat dans une note préliminaire (1913), indique que les bandes évoluent en filaments en zigzag « par répartition de plus en plus régulière de la substance chromosomique suivant certaines travées longitudinales et transversales de la structure primitive des bandes réticulées ». Il semble, bien que l'auteur ne le mentionne pas, que l'idée qu'il s'était faite de la transformation progressive des bandes en chromosomes était erronée, et que la bande donne toujours naissance à un filament en zigzag.

Les observations de Sharp sur le *Vicia Faba*, (1914[A]) nous montrent clairement le passage des bandes aux filaments en zigzag, stade qui aurait été négligé par ses devanciers dans l'étude de cette plante; quant aux aspects de condensation directe ils seraient dus, d'après lui, à une fixation défectueuse. De Smet (1914) arrive à des conclusions identiques pour ce qui est du *Crepis virens*.

Je signalerai plus loin les figures du mémoire de Sharp (1914[B]) indiquant aussi chez le *Marsilea quadrifolia* une évolution chromosomique avec bandes alvéolisées et filaments en zigzag.

Hutchinson (1915) a mentionné également dans les cinèses du gamétophyte mâle du *Picea canadensis* qu'il se forme des « *condensing bands* » et des « *zig-zag threads* », mais il ne donne aucun dessin de ces stades.

### 2° Bandes doubles.

Les auteurs qui décrivent à la télophase, ou même dès l'anaphase et la métaphase, un clivage longitudinal des chromosomes admettent que ceux-ci persistent à l'état de bandes doubles à l'interphase et réapparaissent d'une façon distincte au début de la prophase. Selon eux, ces bandes doubles

donnent directement naissance, par rapprochement de chaque moitié, aux chromosomes définitifs.

Les partisans de cette manière de voir sont, ainsi que je l'ai déjà cité à propos des phénomènes catachromasiques : LUNDEGÅRDH (1910, 1912), Mlle FRASER et SNELL (1911), GRANIER et BOULE (1911 A et 1911 B), FRISENDAHL (1912), VON SCHUSTOW (1913 A et 1913 B), REED (1914) (1), Mlle DIGBY (1919). Quant à la description donnée par DEHORNE (1911), j'en parlerai un peu plus loin, car cet auteur admet, non pas la formation de bandes, mais une spiralisation.

Nous avons vu que Mlle DIGBY considère comme possible (1910), puis comme certaine (1912), dans le cas du *Galtonia candicans*, la relation entre l'alvéolisation télophasique et la division longitudinale prophasique.

### 3° Spirales.

Melle BONNEVIE (1908, 1911) prétend, pour l'*Allium Cepa*, les *Ascaris* et *Amphiuma*, que l'élément chromosomique est représenté dans les noyaux en prophase, non par des bandes alvéolisées, mais bien par des filaments allongés disposés en spirale, provenant, ainsi que nous l'avons dit, de la spiralisation subie par le chromosome durant la période télophasique; chaque spirale équivaudrait à un chromosome. Suivant DEHORNE (1911), au contraire, chaque chromosome s'est résolu en une double spirale; à la prophase, ces éléments spiralés deviendraient les moitiés-filles des chromosomes, ou plus exactement, d'après sa théorie, les moitiés secondaires des moitiés chromosomiques primaires, car il admet que les éléments considérés d'ordinaire comme des chromosomes correspondent en réalité à des moitiés primaires.

### 4° Édification des chromosomes à partir de granules.

Nous avons vu que dans l'*Allium Cepa*, Mlle MERRIMAN (1904) décrit une fragmentation catachromasique des chromosomes en groupes quaternes de granules disposés suivant des séries longitudinales et réunies par des tractus lininiens. Une semblable structure se montre, d'après l'auteur, à

(1) D'après ce cytologiste, au début de l'anachromase, la chromatine, jusqu'alors incluse dans les nucléoles, commence à s'agréger en petites masses qui se disposent en alignements doubles sur les tractus achromatiques du réseau. Ces granules, plus ou moins isolés, se répandent ensuite sur les tractus et arrivent à constituer un filament spirématique de structure double, dont chaque moitié est à peu près homogène. Durant l'organisation du spirème, la substance chromatique contenue dans les nucléoles circulerait le long de fibrilles reliant ces derniers au réseau.

la prophase, puis les granules qui composent chaque tétrade se soudent en anneau ; les différents anneaux s'unissant ensuite entre eux, il en résulte un cylindre creux qui constitue le chromosome définitif.

Pour Melle Digby (1912), dans les *Primula*, l'édification des chromosomes se ferait également à partir de granules, mais rangés en un simple alignement longitudinal. Ils s'organiseraient sur les filaments comme en un chapelet. Peu à peu, ces granules, qui au début ne prennent que faiblement le colorant, deviendraient de plus en plus chromatiques et finiraient par faire corps avec le filament pour former des cordons homogènes à contours lisses.

Dans le *Crepis virens*, d'après la même cytologiste (1914), les fines granulations tendent d'abord à se rassembler en petites masses définies et appariées, puis celles-ci se désagrègent graduellement, leur substance se disperse à travers un réticulum lininien et se place aux points d'intersection des filaments. Par un phénomène d'écoulement et de concentration se constituent de longs cordons ou des agrégats épais.

### 5° Édification des chromosomes à l'aide de filaments simples, non disposés en spirale ou à partir d'agrégats chromatiques.

Les chromosomes, suivant plusieurs auteurs, et ceci principalement dans les espèces où ils n'auraient subi ni alvéolisation, ni division longitudinale, ni spiralisation, et où le noyau interphasique renferme des filaments plus ou moins anastomosés, se formeraient simplement par rétraction des anastomoses et par égalisation progressive de leur substance.

Ce mode a été décrit en particulier par Martins Mano (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum*), Sijpkens (1904, *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*), Yamanouchi (1907, 1908 A, 1908 B, *Dryopteris mollis* et 1910, *Osmunda cinnamomea*), Berghs (1909, *Marsilea macra* et *Drummondii*), Beer (1913, *Equisetum arvense*).

Selon Gates (1912), dans l'*Œnothera lata*, les chromosomes se constitueraient par fusion d'un certain nombre de filaments du réticulum.

Lorsque le noyau, à l'interphase, comporte des masses chromatiques qui correspondent à des « *prochromosomes* » ou à des « *pseudo-prochromosomes* », l'évolution anachromasique décrite peut se présenter suivant deux modalités :

1° Les masses chromatiques s'écoulant sur les filaments, envisagés d'ordinaire comme lininiens, constitueraient ainsi, par concentration pro-

gressive, des éléments séparés, d'abord assez allongés, puis se raccourcissant par la suite, ou bien formeraient un spirème continu qui se segmenterait et dont les tronçons se condenseraient également.

2° Les masses chromatiques, qui représentent ici des chromosomes entiers, ne subiraient guère de modifications. C'est le type du *Carex aquatilis*, décrit par STOUT (1912). Les chromosomes persisteraient durant la prophase sous la forme qu'ils ont à la télophase, forme ellipsoïdale ou sphérique qu'ils conserveraient du reste pendant toute la cinèse; ils ne feraient que s'organiser en une sorte de spirème.

### 6° Édification des chromosomes après dissolution.

Le noyau interphasique, comme je l'indiquais précédemment, ne contiendrait, d'après les auteurs qui admettent une dissolution chromosomique, qu'un liquide homogène (DELLA VALLE) ou bien seulement quelques caryosomes (VON TELLYESNICZKY, CHAMPY). Lorsque le noyau entre en division, se constitueraient, à partir de nombreux points initiaux, soit des éléments qui deviendront les chromosomes définitifs, soit un filament spirématique qui se segmenterait plus tard en chromosomes. Les éléments chromosomiques seraient donc *entièrement de néo-formation*. Selon CHAMPY (1913), le filament chromosomique présente d'abord, sur toute sa longueur, des nodosités très colorables comme les nucléoles, ce qui porte cet auteur à penser qu'une partie de la substance nucléolaire contribue à sa formation. Peu à peu, les nodosités se fondent et en même temps tous les albuminoïdes du suc nucléaire se déposent sur ce filament.

DELLA VALLE (1912) considère les phénomènes qui se déroulent au début de la division comme une coagulation ou une sorte de cristallisation. CHAMPY pense, au contraire, que le processus est bien plus complexe et que sur le filament qui se constitue « se déposent toutes les substances du noyau ».

Postérieurement, le ou les filaments (1) se raccourciraient, et, comme conséquence, il se produirait des torsions, fait qui, pour DELLA VALLE, proviendrait de ce que les chromosomes sont composés d'une association de cristaux fluents courbes, antérieurement isolés.

#### Indépendance ou aboutement des chromosomes

Quelle que soit la manière dont procèdent les phénomènes de l'anachromase, il existerait, pour certains cytologistes, un spirème continu qui

(1) CHAMPY admet l'existence d'un spirème continu se segmentant plus tard en chromosomes.

se segmenterait ensuite en chromosomes; pour d'autres, au contraire, les éléments chromosomiques seraient indépendants dès le début de l'anachromase.

Disons que la thèse d'un spirème continu, de même qu'à la période télophasique, ne trouve plus guère d'adeptes aujourd'hui. En ce qui concerne les végétaux, à part YAMANOUCHI (1908 [A], 1908 [B], *Dryopteris mollis)*, OVERTON (1909 [B], *Podophyllum peltatum*) (1), Melle FRASER et SNELL (1911, *Vicia Faba)*, DENNISTON (1913, *Gentiana procera)*, REED (1914, *Allium Cepa)* (2), WOODBURN (1915. *Mnium affine* var. *ciliare)*, DE LABURU (1915, *Vicia Faba*), tous les cytologistes regardent les éléments comme indépendants. Toutefois Melle DIGBY (1919) indique, avec doute, chez l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, l'existence de cordons spirématiques discontinus.

## B. La division longitudinale.

1. Les auteurs sont loin d'être d'accord sur la *période* où se produit le clivage longitudinal, et deux écoles sont en présence : pour l'une il serait d'origine prophasique ou métaphasique et se rattacherait à la catachromase, pour l'autre il serait d'origine anaphasique ou télophasique et se rattacherait à la catachromase.

J'ai déjà mentionné dans l'exposé des phénomènes de catachromase ce qui a trait à cette dernière interprétation. Bon nombre de cytologistes, par contre, considèrent le clivage longitudinal comme un phénomène de la période prophasique, je citerai entre autres : GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903 et 1904, *Trillium grandiflorum)*, MARTINS MANO (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum)*, GRÉGOIRE (1906, divers *Allium)*, Melle BONNEVIE (1908 et 1911, *Allium Cepa)*, NĚMEC (1910, *Allium Cepa)*, STOMPS (1910, *Spinacia oleracea)*, CLEMENS MÜLLER (1912, *Najas marina)*, SHARP (1914 [A], *Vicia Faba)*, DE SMET (1914, *Crepis virens)*, SAKAMURA (1914, *Vicia Cracca)*; bien que ces auteurs s'accordent à décrire ce processus à un stade assez précoce, ils diffèrent néanmoins touchant le moment précis où il se produirait.

D'autre part, d'après plusieurs, la division ne s'effectuerait qu'à l'instant

(1) Selon cet auteur, le spirème ne serait pas chromatique dans toute son étendue, mais consisterait dans la succession des chromosomes individuels condensés, qui seraient séparés par des intervalles moins colorables formés d'une substance achromatique.

(2) Dans cette espèce, le spirème se segmenterait en huit tronçons recourbés vers le milieu, lesquels se couperaient aux points de courbure pour constituer les seize chromosomes définitifs.

où les chromosomes s'insèrent aux fibres fusoriales ou bien lorsqu'ils sont définitivement rangés en plaque équatoriale. Les partisans de cette manière de voir sont : PAMPALONI (1903, *Psilotum triquetrum)*, WILSON (1909, *Mnium hornum)*, YAMANOUCHI (1908 [A], 1908 [B], *Dryopteris mollis* et 1910, *Osmunda cinnamomea)*, CLEMENS MÜLLER (1909, *Yucca*), Melle DIGBY (1912, divers *Primula)*, GATES (1912, *Œnothera lata)*, STOUT (1912, *Carex aquatilis)*, BEER (1913, *Equisetum arvense)*.

2. Le *processus de la division* a été envisagé par certains auteurs comme consistant en la bipartition longitudinale d'une série de disques chromatiques ou « *chromomères* », dont seraient constitués les cordons chromosomiques. Cette thèse, formulée pour la première fois par STRASBURGER en 1884 au sujet du *Fritillaria imperialis*, a été adoptée par HOF (1898) et HOTTES (1901), mais elle a été à peu près abandonnée depuis en ce qui concerne les chromosomes somatiques et vivement combattue par GRÉGOIRE et les cytologistes de l'École de Louvain. Par contre, c'est principalement pour les chromosomes hétérotypiques que MOTTIER, STRASBURGER, ALLEN et FARMER ont développé cette interprétation. CLEMENS MÜLLER (1912), d'autre part, est d'avis que la division n'affecte pas d'abord les « chromomères », mais bien les espaces situés entre les « chromomères » successifs. L'opinion généralement admise est celle de la bipartition *intégrale* de l'élément chromosomique au moyen d'une série de vacuoles se formant suivant l'axe ; ces vacuoles, par la suite, se réuniraient en une fente continue séparant les deux moitiés-filles.

Selon DELLA VALLE (1912), la division longitudinale des chromosomes est comparable au clivage qui s'effectue dans les cristaux fluents ou les cristalloïdes protéiques.

## § IV. La métaphase et l'anaphase.

Jusqu'en 1911, époque où DEHORNE publia le résultat de ses recherches sur l'*Allium Cepa* et la Salamandre, il était admis sans conteste que les chromosomes, rangés suivant la plaque équatoriale, étaient formés de deux moitiés et que ces moitiés, ou chromosomes-filles, allaient se séparer à l'anaphase, l'une gagnant un pôle et l'autre le pôle opposé ; elles subissaient ainsi une *dissociation dicentrique*.

Pour DEHORNE, les chromosomes de la métaphase sont disposés en deux groupes de part et d'autre du plan équatorial, de telle sorte que le propre

du processus anaphasique consiste en la séparation de ces deux groupes, dont les constituants vont s'acheminer chacun vers un pôle, tandis que les moitiés dont est formée chaque anse progressent côte à côte. Ainsi que je l'ai brièvement indiqué à propos de l'anachromase, il considère les chromosomes, qui pour lui sont groupés par deux de chaque côté de l'équateur, comme des « moitiés primaires » et non comme des chromosomes entiers. Ces moitiés, parvenues aux pôles, vont subir la division longitudinale, qui correspond alors à une « subdivision ».

D'après GRÉGOIRE (1912 [A]), cela dans une étude minutieuse des *Galtonia candicans*, *Trillium grandiflorum* et enfin *Allium Cepa*, les phénomènes de l'anaphase n'auraient pas du tout lieu de la façon dont les décrit DEHORNE ; chez ces espèces, ils consisteraient bien, comme on le croyait, en la séparation dicentrique des chromosomes-filles. L'examen des *Lilium*, en particulier du *L. speciosum* (1912[B]), *Fritillaria imperialis*, *Ornithogalum umbellatum*, *Convallaria majalis*, *Listera ovata*, *Vicia Faba* et *Pisum sativum*, lui aurait encore confirmé la réalité et la généralité de cette interprétation. Melle LUTZ (*Œnothera*, d'après GRÉGOIRE, 1912 [A]), SHARP (1914 [A], *Vicia Faba*), moi-même (1913, *Hyacinthus orientalis*), DE SMET (1914, *Crepis virens*), arrivons à des conclusions identiques, ainsi que VON BAEHR (1912), BORDAS (1912) et MUCKERMANN (1913) en ce qui concerne différents animaux (*Aphis saliceti*, *Sagitta bipunctata*, *Salamandra maculosa*).

La structure des chromosomes à l'anaphase a donné lieu de la part des auteurs à deux interprétations principales, dans le cas du moins de gros chromosomes : pour les uns, ils subiraient une sorte de relâchement dans la condensation de leur substance en leur partie axiale, pouvant même aller jusqu'à une réelle alvéolisation, phénomène qui d'ordinaire ne commence qu'à la période de télophase ; pour d'autres, en particulier LUNDEGÅRDH (1910, 1912), GRANIER et BOULE (1911 [A] et 1911 [B]), REED (1914), Melle DIGBY (1919) ce processus serait, nous le savons, le début de la division longitudinale.

Les chromosomes, parvenus au pôle, arrivent à être en contact étroit, constituant alors ce que GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904) ont désigné sous le nom de « *tassement polaire* ». D'après ces cytologistes et la plupart des auteurs qui ont étudié ultérieurement la question, tant chez les végétaux que chez les animaux, les chromosomes conserveraient malgré cela leur indépendance. Pour LAWSON (1903) et WAGER (1904), au contraire, ils se fusionneraient en une masse, au milieu de laquelle, un peu plus tard, se produiraient des vacuoles remplies de suc nucléaire arrivant à fragmenter

l'agrégat chromatique. Selon l'opinion générale, le phénomène de tassement polaire serait naturel et dû à ce que les chromosomes sont obligés de se serrer pour occuper l'espace plus ou moins étroit qui constitue le sommet de la figure fusoriale. Quelques auteurs cependant, entre autres LUNDEGÅRDH (1912 [A]), considèrent ce processus comme le résultat d'un artifice de fixation.

## SECTION II.

Pour ce qui est des *recherches spéciales aux Ptéridophytes*, elles ont été jusqu'ici de très peu d'étendue et l'on peut dire que, poursuivies presque incidemment, elles n'ont guère apporté de lumière dans la mise au point des divers problèmes suscités par la question de l'évolution du chromosome somatique.

Les études de YAMANOUCHI sur le *Dryopteris mollis (Nephrodium molle)* (1908[A], 1908[B]) (1) et l'*Osmunda cinnamomea* (1910), de BERGHS (1909) sur les *Marsilea macra* et *Drummondii*, de BEER (1913) sur l'*Equisetum arvense* et enfin de Melle DIGBY (1919) sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, constituent à peu près les seuls travaux que nous possédions sur la caryocinèse somatique des Ptéridophytes, ceux de HOF (1898), PAMPALONI (1903), Mme BARGAGLI-PETRUCCI (1905), FARMER et Melle DIGBY (1907) ne contenant que des renseignement très fragmentaires. Je dois mentionner aussi les mémoires de Melle YASUI (1911) et de KUNDT (1911) sur le *Salvinia natans*, dont quelques figures intéressent notre sujet, enfin l'étude de SHARP (1914 [B]) concernant la spermatogénèse du *Marsilea quadrifolia*. Bien que le cytologiste américain ne s'occupe que de la question des centrosomes et du blépharoplaste, mais nullement de l'évolution chromosomique, quelques-uns des dessins qui accompagnent son mémoire sont fort suggestifs et diffèrent sensiblement de ceux donnés par BERGHS.

Nous allons relater, en passant en revue les diverses phases de la caryocinèse, les résultats de ces recherches, nous réservant ultérieurement de les discuter.

(1) Dans une note préliminaire (1907), non accompagnée de figures, YAMANOUCHI avait donné une brève description des phénomènes de la caryocinèse somatique observés dans le tissu archésporial.

## § I. La catachromase.

Des cinq modalités définies précédemment, trois seulement ont été décrites chez les Ptéridophytes.

### 1° Les chromosomes subissent une alvéolisation.

YAMANOUCHI prétend que, dans les *Dryopteris mollis* (1908[A], 1908[B]) et *Osmunda cinnamomea* (1910), les chromosomes, après s'être rassemblés étroitement aux pôles, s'alvéolisent par dissolution partielle de leur substance et se séparent ensuite au sein de l'enchylème nucléaire. Au contact de ce dernier avec le cytoplasme environnant se précipite une membrane qui délimite la chromatine vacuolisée. Les réseaux chromatiques résultant des chromosomes individuels se joignent entre eux de façon à constituer un réticulum où il est difficile, pour ne pas dire même impossible, de discerner les limites des chromosomes.

Certaines figures données par SHARP (1914[B]), concernant la spermatogénèse du *Marsilea quadrifolia*, montrent une alvéolisation fort nette des chromosomes à la télophase. L'alvéolisation peut se produire dès l'anaphase lorsque les chromosomes sont en marche vers les pôles, comme dans le groupe inférieur de la fig. 15, ou seulement au tassement polaire (fig. 19, 26, 33). Les fig. 20, 27, 28, 34 appartiennent à un stade un peu ultérieur des bandes chromosomiques des noyaux-filles.

### 2° Les chromosomes sont le siège d'une division longitudinale.

HOF (1898), ainsi que je l'ai déjà indiqué, décrit et figure, pour l'*Ephedra major*, des aspects qu'il considère comme une réelle division longitudinale des chromosomes : ceux-ci se trouveraient dès lors constitués de deux filaments portant des granules régulièrement disposés par paires. D'après l'auteur, les phénomènes caryocinétiques des *Pteris arguta*, *dentata (flabellata)* et *gigantea* sont semblables à ceux de l'*Ephedra ;* il y a donc tout lieu de penser qu'il avait également observé une division chez ces plantes, bien qu'il n'en ait pas donné de dessins.

Melle DIGBY (1919) interprète aussi les phénomènes catachromasiques qui se produisent chez l'*Osmunda regalis* var. *palustris* comme réalisant un clivage longitudinal des chromosomes, clivage qui persistera durant toute la prophase suivante et deviendra efficient à l'anaphase. Cette division dé-

bute parfois dès l'anaphase, mais est surtout apparente lorsque se constitue la membrane nucléaire. Les deux moitiés des chromosomes sont quelquefois homogènes, quelquefois pourvues de granules. Ultérieurement la fente s'élargit, les chromosomes tendent à perdre leur entité et se résolvent en granules de plus en plus petits.

Melle Digby admet donc ici, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer précédemment, en plus de la division longitudinale, une désagrégation en granules des deux moitiés-filles chromosomiques.

3° Les chromosomes ne subissent ni alvéolisation ni division longitudinale.

C'est là le processus indiqué par Berghs (1909) pour les *Marsilea macra* et *Drummondii* et par Beer (1913) pour l'*Equisetum arvense*.

Berghs, n'ayant eu principalement en vue que l'étude des nucléoles et de leur évolution au cours de la caryocinèse, ne s'est point appesanti sur celle de l'élément chromosomique. Voici comment il décrit les phénomènes catachromasiques : « Arrivés au pôle les chromosomes se groupent en un tassement polaire. Ils reprennent aussitôt leur activité chimique, ce qui se manifeste par la production du liquide nucléaire. Celui-ci, se déposant entre les chromosomes, les sépare les uns des autres. Ils demeurent toutefois réunis par des anastomoses, résultant en partie de l'étirement qu'ils subissent. La cavité nucléaire est remplie d'un appareil chromatique étiré, de structure réticulée et intensément colorable. Les trabécules plus épaisses de ce réseau retiennent encore plus ou moins la forme des chromosomes qui leur ont donné naissance ».

Beer fait une description identique pour l'*Equisetum arvense*. Dans cette espèce également, il ne se produirait pas d'alvéolisation catachromasique, mais il se formerait simplement des anastomoses d'étirement entre les chromosomes qui, tout d'abord en contact, se sépareraient les uns des autres. De nouvelles connexions apparaîtraient et ainsi prendrait graduellement naissance le réticulum du jeune noyau.

## § II. L'interphase.

1. La structure nucléaire à l'interphase telle que la figure Hof pour le *Pteris gigantea*, comme pour l'*Ephedra major*, est un réseau d'une régularité géométrique, composé de filaments lininiens dans lesquels sont inclus des grains chromatiques.

Dans le *Dryopteris mollis* et l'*Osmunda cinnamomea*, YAMANOUCHI décrit un réticulum irrégulier, constitué par de petits amas déchiquetés très colorés et par des filaments plus pâles; ce qui n'indique pas, dit l'auteur, qu'il existe deux éléments distincts, un substratum lininien et des granules chromatiques, mais bien que la chromatine plus compacte en certains endroits prend plus fortement le colorant que les parties moins denses.

Selon BERGHS, dans les *Marsilea macra* et *Drummondii*, le noyau renfermerait un réseau très fin et peu colorable : « une minime quantité seulement (de nucléine) imprègne le réseau, et celui-ci est réduit presque à la seule substance achromatophile qui forme son substratum. La plus grande quantité de nucléine imprégnant les nœuds plus épais, ou amassée parfois en quelque point, amène une résistance locale, un peu plus longue, à la décoloration ».

Dans le *Salvinia natans*, Mlle YASUI (1911) (1) et KUNDT (1911) figurent des noyaux quiescents avec des masses chromatiques sensiblement arrondies et relativement assez volumineuses, masses qui selon Mlle YASUI seraient incluses dans un délicat réticulum lininien. Ces dessins font songer tout à fait aux « prochromosomes » décrits chez les Phanérogames.

Le noyau des sporogonies d'*Equisetum arvense* comprend, d'après BEER, un réticulum très délicat qui forme des agrégats chromatiques petits et peu nombreux, se présentant assez souvent comme appariés. Cet arrangement est sans aucun doute, observe l'auteur, un phénomène accidentel dépendant des tensions naturelles ou artificielles qui agissent dans le noyau et tirent les mailles du réseau de côté et d'autre, et ainsi arrivent à amener plus proches les parois des mailles. Lorsque ces parois contiennent des épaississements chromatiques, ces derniers formeront alors une paire. BEER parle également de réseaux plus épais avec agrégats chromatiques plus volumineux. Le degré d'épaisseur des filaments doit être, pense-t-il influencé par la rapidité de pénétration et l'action du fixateur.

D'après Mlle DIGBY (1919), dans l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, le noyau « quiescent » est constitué d'un réticulum délicat, avec filaments chromosomiques ou moitiés-filles complètement séparés les uns des autres et formés de granules; la chromatine, dit l'auteur, est presque toute concentrée dans les nucléoles.

---

(1) Cf. en particulier les fig. 1, 12, 13, 14, 46, 96, du mémoire de Mlle YASUI et les fig. 6, 8, 9, 13, 14, 24, 25, 29, 30, 31, 32 du mémoire de KUNDT.

2. La structure propre des éléments chromosomiques est, comme nous venons de le voir, envisagée bien différemment par les divers auteurs et on peut grouper leurs opinions en trois catégories :

1° Les filaments sont uniquement chromatiques, avec portions plus ou moins condensées (YAMANOUCHI).

2° Ils sont de nature lininienne, et présentent des granules chromatiques indépendants (HOF, Mlle YASUI, Mlle DIGBY).

3° Ils consistent en un substratum achromatophile imprégné de chromatine et ceci plus densément en certains points (BERGHS).

BEER ne précise pas la constitution des filaments, mais il semble bien admettre l'existence de granules chromatiques indépendants, puisqu'il dit que « tout à fait au début de sa différentiation, le spirème montre souvent une distinction entre des granules plus fortement colorés (chromatine) contenus dans un filament plus clair (linine) ».

D'après les figures données par SCHOTTLÄNDER (1892) (1), HOF, PAMPALONI, Mme BARGAGLI-PETRUCCI, BEER, on constate que le réseau est rétracté autour des nucléoles, laissant ainsi des lacunes périnucléolaires, comme cela a été décrit également dans un grand nombre d'espèces d'autres végétaux et par moi-même (1912) chez diverses Polypodiacées.

## § III. L'anachromase.

Jusqu'à la publication du travail de Mlle DIGBY (1919) sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, les descriptions qui ont été données sur la cinèse somatique des Ptéridophytes comportent pour toutes les espèces étudiées un processus identique d'anachromase. Cela paraît toutefois assez invraisemblable pour le cas des *Dryopteris mollis* et *Osmunda cinnamomea* (YAMANOUCHI), puisque ces plantes feraient ainsi exception à une règle qui semble bien confirmée par l'étude d'autres végétaux : à savoir qu'à des bandes d'alvéolisation catachromasique succèdent toujours des bandes anachromasiques. D'autre part, des figures reproduites par SHARP (1914B) nous montrent dans le *Marsilea quadrifolia* l'exactitude de cette dernière manière de voir. En effet, on y reconnaît, dans les noyaux au début de l'anachromase, des bandes chromosomiques alvéolisées (fig. 21 et 22) — il est

(1) Cf. fig. 30 : « noyau végétatif d'une cellule du col d'un archégone » dans le *Ceropteris calomelanos* var. *chrysophylla (Gymnogramme chrysophylla)*.

possible même que ces figures appartiennent à l'interphase — puis un stade de filaments en zigzag, qui apparaît nettement dans les fig. 1, 3, 9 et 10, malgré leurs faibles dimensions, avec le passage des bandes à ces filaments (surtout dans la fig. 1).

Quoi qu'il en soit, voici le processus indiqué dans les descriptions de Yamanouchi (1908[A], 1908[B], 1910), de Berghs (1909) et de Beer (1913) : rétraction des anastomoses unissant les travées du réseau, transport de substance de fines branches à d'autres qui s'épaississent peu à peu et qui, à la fin, devenant d'un calibre égal, sont distribuées sous forme de cordons spirématiques dans toute la cavité nucléaire. Pour Yamanouchi, le spirème du *Dryopteris* serait continu, car il n'a pas, à ce stade, observé d'extrémités libres.

Mlle Digby (1919) mentionne des processus très différents chez l'*Osmunda regalis* var. *palustris*. La prophase comporte, selon l'auteur, une série inverse de celle de la télophase. Les moitiés longitudinales chromosomiques qui s'étaient séparées à la fin de la télophase se rapprochent entre elles et forment des filaments parallèles : ces filaments sont de nature lininienne et portent une série de granules chromatiques se correspondant ou bien encore constituent des groupes quaternes. Peu à peu la chromatine infiltre les filaments lininiens. Dans quelques cas, les deux filaments peuvent être encore granuleux et séparés, puis ils deviennent intimement associés pour former un cordon peut-être unique, qui alors se segmentera en chromosomes. De fines anastomoses relient encore les divers éléments. A un stade ultérieur, il se produit un rapprochement presque complet des filaments parallèles et l'espace situé au sein de chaque paire devient la future ligne de dissociation qui séparera les chromosomes-filles à l'anaphase, ceux-ci étant, d'après l'auteur, déjà individualisés depuis la télophase précédente. Les cordons spirématiques sont assez minces, courbes et entortillés. Ultérieurement, lorsque la membrane nucléaire disparait et que les fibres fusoriales envahissent l'aire nucléaire, les chromosomes se concentrent et s'épaississent; on ne peut plus distinguer alors que des traces de la division.

La division longitudinale des chromosomes a été envisagée ailleurs comme se produisant tout à fait à la fin de la période prophasique ou même seulement à la métaphase. Toutefois, pour le *Marsilea quadrifolia*, Sharp (1914[B]) donne deux figures (fig. 23 et 31) montrant des chromosomes déjà très nettement divisés en long dès la dernière période de la prophase. Il est à remarquer que les cordons chromosomiques possèdent encore à ce moment des aspérités à leur surface.

Dans le *Dryopteris mollis*, YAMANOUCHI mentionne seulement la division alors que la membrane nucléaire a disparu, que le spirème s'est segmenté et que les fibres fusoriales, envahissant l'aire nucléaire, viennent s'attacher aux extrémités des chromosomes. De même, pour cet auteur, les chromosomes de l'*Osmunda cinnamomea* « sont strictement univalents durant la prophase ». La division longitudinale se produirait juste avant l'arrangement en plaque équatoriale. Chaque chromosome, jusqu'alors compact, apparaîtrait plus faiblement coloré suivant son axe, partie où la substance deviendrait moins dense. Il se produirait alors des contractions le long des deux lignes latérales, sur les côtés opposés du cordon, et, par constriction, les chromosomes se trouveraient longitudinalement divisés en deux moitiés.

BERGHS ne signale pas, pour les *Marsilea macra* et *Drummondii*, à quel moment s'effectue la division; les figures qu'il donne des processus de la fin de la prophase et même de la métaphase n'en comportent aucun indice.

BEER, dans l'*Equisetum arvense*, n'a observé la division qu'à la métaphase, de même PAMPALONI pour le *Psilotum triquetrum*.

## § IV. La métaphase et l'anaphase.

La métaphase et l'anaphase ont été brièvement décrites par les auteurs, sauf par YAMANOUCHI en ce qui concerne le *Dryopteris mollis* (1908 [A]); il indique d'abord avec assez de détails le processus de raccourcissement des chromosomes, depuis le moment où ils s'insèrent aux fibres fusoriales jusqu'à celui où ils sont rangés suivant la plaque équatoriale, puis la séparation des chromosomes-filles. Je dois dire cependant que le cytologiste japonais ne dit rien du mode d'insertion des chromosomes; du reste les différents auteurs qui ont étudié des Ptéridophytes restent muets à ce sujet.

Je ne veux pas mentionner ici les singulières particularités que semble présenter l'*Equisetum arvense*, d'après la description de BEER, me réservant d'en parler plus tard lors de la discussion.

Pour tous les cytologistes, en ce qui concerne les Ptéridophytes, ce sont les chromosomes-filles qui se séparent à l'anaphase et non des chromosomes entiers.

Durant l'anaphase, aucune particularité n'a été signalée concernant la structure des chromosomes, sauf par Melle DIGBY (1919), qui indique, chez

l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, sans toutefois préciser le phénomène, une faible mais visible indication de la séparation des chromosomes en deux moitiés, processus préparatoire à la division ultérieure. YAMANOUCHI, dans le *Dryopteris mollis*, a observé des cas de retard dans le mouvement d'ascension polaire.

Je n'insisterai pas pour montrer combien étaient fragmentaires et divergents les renseignements relatifs aux Filicinées sur les grandes questions que soulève l'évolution des chromosomes somatiques, telles que les diverses modalités des phénomènes catachromasiques et anachromasiques, ainsi que des aspects interphasiques, leur signification, enfin les comparaisons qu'ils permettent de faire avec les autres végétaux supérieurs. Nous verrons que sur ces différents points l'étude approfondie des Filicinées s'est montrée fort instructive.

## II. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les diverses Filicinées que j'ai étudiées ne présentent pas le même processus de catachromase et nous aurons à y distinguer plusieurs catégories : chez certaines espèces, les chromosomes se transforment en bandes alvéolisées; chez d'autres, au contraire, il ne se produit pas d'alvéolisation.

Les espèces de la première catégorie, à leur tour, présentent deux modalités différentes : l'une à gros chromosomes largement alvéolisés, l'autre à chromosomes assez grêles étroitement alvéolisés, se trouvant parfois en mélange avec des chromosomes non alvéolisés; celles de la seconde montrent aussi deux types : l'un à longs chromosomes grêles subissant un étirement à la télophase, l'autre à chromosomes courts qui n'offrent guère de modification durant cette période.

L'anachromase se réalise elle-même suivant diverses modalités qui répondent à celles de la catachromase.

J'ai choisi comme représentants de ces différents types, respectivement, pour la première catégorie les *Hymenophyllum tunbridgense* et *Blechnum occidentale*, pour la seconde les *Pteris cretica* et *Azolla caroliniana*. Après avoir décrit d'une façon aussi complète que possible les processus chromosomiques, j'indiquerai les espèces qui se rattachent à ces types, en mentionnant les particularités qu'elles sont susceptibles d'offrir. Je dois dire toutefois que j'ai rejeté à la fin la description du *Blechnum occidentale*, son évolution étant d'une compréhension plus aisée si l'on a suivi au préalable celle du *Pteris cretica*.

# CHAPITRE I.

# Hymenophyllum tunbridgense et espèces se rattachant à ce type.

## I. Hymenophyllum tunbridgense.

### § I. Le tassement polaire et la catachromase.

Les chromosomes parvenus aux pôles de la figure fusoriale sont serrés les uns contre les autres *(tassement polaire)*; on observe toutefois très nettement leurs extrémités équatoriales saillantes, et il est possible de les suivre sur une certaine longueur au milieu de l'agrégat, FIG. 3.

La *catachromase* des éléments chromosomiques, qui atteint son maximum durant la période de télophase, peut se produire déjà au tassement polaire. Cependant ce fait est extrêmement rare; sur une trentaine de figures qu'il m'a été donné de voir, je ne l'ai observé qu'une seule fois, et ceci sur un seul chromosome, FIG. 4; son axe présente une série linéaire de quatre logettes séparées entre elles par des travées encore très épaisses.

Peu à peu, dans tous les cordons, le phénomène d'alvéolisation (1) se poursuit, et il est complet, lorsque ceux-ci, isolés en grande partie les uns des autres par le liquide nucléaire qui les écarte, sont contenus dans le jeune noyau-fille.

Les chromosomes offrent alors l'aspect de bandes creusées de vacuoles. Celles-ci occupent presque toute la largeur de la bande, tandis que les bords et un certain nombre de travées limitant les divers alvéoles ont été épargnés par le processus, bords et travées dont l'épaisseur est souvent très variable, FIG. 6, 7, 8. Remarquons l'inégalité de dimensions des alvéoles, tantôt grands, parfois très petits.

Au premier abord, la paroi du chromosome semble avoir été partout respectée. Par places toutefois, non seulement elle est bien plus mince qu'ailleurs, mais encore elle est peut-être creusée elle aussi, ou plutôt fenestrée, comme certains aspects peuvent l'indiquer.

Dès le moment de son apparition, le liquide nucléaire n'offre pas une

(1) Jusqu'au moment où je discuterai la portée de mes observations, les mots que j'emploierai ont un sens purement descriptif.

teinte claire comme celui des vacuoles cytoplasmiques, mais bien grisâtre, FIG. 5, 9 (1).

De fines anastomoses unissent les différentes bandes alvéolisées et délimitent des espaces pouvant affecter des formes géométriques assez régulières, FIG. 6. Parfois on en voit plusieurs convergeant vers une petite nodosité plus fortement chromatique, FIG. 6. Les anastomoses, très ténues dans leur partie médiane, sont graduellement épaissies jusqu'à leur point d'attache au bord des chromosomes.

Durant ces processus, les chromosomes ont conservé la forme générale qu'ils possédaient à la fin de l'anaphase et on y reconnaît facilement des V. Bon nombre de leurs extrémités se terminent visiblement contre la membrane nucléaire et même constituent parfois de véritables saillies. Ce sont là des preuves évidentes qu'il ne s'est point produit un aboutement des éléments, comme certains auteurs l'ont décrit et le décrivent encore dans certaines espèces.

A mesure que le noyau grossit, les bandes chromosomiques s'allongent; il se fait une répartition un peu plus régulière de la substance chromatique sur les travées, tandis que les anastomoses sont renforcées. La FIG. 9 montre l'aspect d'un noyau à ce moment et la FIG. 10 le détail des bandes chromosomiques. On remarquera tout d'abord l'aspect un peu moniliforme présenté par les marges des bandes, mais les parties ainsi épaissies en granules se continuent insensiblement avec le reste du tractus qui paraît les porter ; les marges des bandes ne semblent en aucune façon devenir indépendantes et s'écarter plus ou moins largement l'une de l'autre.

## § II L'interphase.

Le noyau reconstitué, FIG. 11 et 12, montre, à première vue, un ensemble de filaments qui paraissent former un certain nombre d'alignements doubles; en réalité ces filaments correspondent aux portions marginales des bandes alvéolisées. Sans doute les aspects de bandes ne sont pas aussi nets que dans les figures antérieures, par suite, comme je le disais tout à l'heure, de l'allongement des éléments et du renforcement de certains tractus aux dépens d'autres plus épais, ce qui amène une sorte de régularisation de la trame chromosomique, mais souvent il est possible de les suivre dans le

(1) Dans les FIG. 6 et 7 la teinte grisâtre n'a pas été figurée.

noyau sur une assez grande longueur. Pas plus que dans la dernière période de la télophase, je n'ai constaté, durant l'interphase, un écartement notable des marges dans chacune des bandes.

Chaque filament est un tractus plus ou moins flexueux, assez mince, qui offre en maints endroits des parties plus épaisses constituant de petites masses ordinairement plus ou moins ovalaires et faisant absolument corps avec lui. Ce ne sont pas des granules indépendants plaqués sur un filament, ainsi qu'on pourrait le penser, si on se contentait d'observer certains noyaux où, par suite d'une forte régression, les amas chromatiques apparaissent seuls avec netteté, tandis que le reste et les anastomoses sont à peine indiqués, à cause de leur coloration plus pâle. Il n'y a donc pas là, assurément, un substratum achromatique avec des corpuscules chromatiques indépendants, ainsi que le prétendent bon nombre d'auteurs.

Cette structure est la conséquence de l'allongement et de l'étirement que subissent les chromosomes, lorsque le volume du noyau augmente.

Non seulement chaque tractus est relié à son congénère par des travées plus ou moins épaissies, qui prennent origine la plupart du temps dans les parties renflées des tractus, mais de plus les diverses bandes sont finement anastomosées entre elles. Une telle structure donne à la figure l'aspect général d'un réseau à mailles de dimensions très variables, mais où, je le répète, il est encore assez facile de reconnaître les bandes. Ce fait est fort probant, comme je le ferai ressortir plus loin, en faveur de la thèse de l'autonomie des chromosomes.

Cette sorte de réseau occupe *complètement* la cavité nucléaire, FIG. **11**; je veux dire qu'il n'existe pas seulement à la périphérie, laissant un espace libre autour du nucléole. Si on constate parfois l'existence de lacunes périnucléolaires il n'est pas douteux qu'il faille en incriminer le fixateur. Ainsi, dans le matériel traité par la solution forte de FLEMMING ou par celles de CHAMBERLAIN, il n'est pas rare de rencontrer de pareilles lacunes dans les noyaux des cellules centrales, ce qui ne se produit pas avec la solution de BENDA; ce dernier liquide, on le sait fixe aussi bien les portions centrales que périphériques, tout au moins dans les objets qui ne sont pas de trop gros calibre.

Je rapporterai plus loin (Discussion, chapitre I) les observations que j'ai faites sur les noyaux des feuilles, à l'état vivant.

## § III. L'anachromase.

Pour la commodité de la description, nous diviserons en plusieurs stades la longue période de reconcentration des chromosomes; cela nous permettra de mettre en relief les diverses étapes des phénomènes, bien qu'en réalité ces étapes se succèdent d'une façon insensible et que, dans un même noyau, le passage au stade suivant n'ait pas lieu simultanément pour tous les éléments qu'il contient.

Nous distinguerons donc :

1° Le stade des bandes alvéolisées.

2° Le stade de passage des bandes aux filaments en zigzag.

3° Le stade des filaments en zigzag.

4° Le stade d'apparition de la division longitudinale.

5° La fin de l'anachromase.

### 1° Stade des bandes alvéolisées.

La série d'aspects qui caractérise le début de l'anachromase est inverse de celle qui marque la fin de la catachromase. Du « réseau », par rétraction d'anastomoses et renforcement de certains tractus, se dégagent des bandes alvéolisées analogues aux bandes catachromasiques et de structure identique : leurs bords et leurs travées sont inégalement épaissis et délimitent des mailles de dimensions variables, FIG. **17**; au début, ces bandes sont encore assez amplement reliées les unes aux autres, puis peu à peu elles se libèrent de leurs anastomoses. Les figures possèdent de la sorte une grande ressemblance avec celles du stade télophasique précédant celui du « réseau », mais on les distinguera facilement à ce que les noyaux ont un volume plus considérable, qu'ils offrent un contour plus arrondi, et enfin à l'absence de l'autre noyau-fille lorsque la coupe passe par le grand axe.

L'enchylème nucléaire présente une teinte grisâtre — comme on le remarque à la télophase et à l'interphase — surtout visible au voisinage des bandes. Disons d'ores et déjà que le fond du noyau s'éclaircit au cours du stade suivant.

### 2° Stade de passage des bandes aux filaments en zigzag.

Nous allons assister à la formation, pour chaque bande, d'un filament très allongé, à allure capricieuse, courant en zigzag.

Les bandes perdent presque complètement les anastomoses qui les reliaient, anastomoses dont la substance vient alors sans doute renforcer les parois qui leur étaient adjacentes. Pour ce qui est des bandes elles-mêmes, leurs bords et leurs travées transversales, dont certains sont déjà très épaissis et ceci depuis la catachromase, peuvent même se renforcer encore, tandis que d'autres plus minces disparaîtront peu à peu. Il en résulte donc des sortes de rubans érodés par place, certaines mailles restant encore entières; quelques-unes persistent assez longtemps, alors que par endroits un seul de leurs bords subsiste, FIG. **18**, **19**, **20**.

Peu à peu se dégage ainsi un filament à portions plus ou moins courbes, plus ou moins en zigzag, présentant çà et là des sortes de saillies, vestiges d'anciens tractus qui s'effaceront progressivement par suite d'une égalisation et d'un allongement de l'élément.

Le processus que je viens d'exposer se poursuit d'une *façon identique dans toutes les bandes* et a lieu dans *tous les noyaux*. Jamais je n'ai observé une condensation directe se produisant suivant l'épaisseur entière des bandes par oblitération des alvéoles, mode qui a été indiqué, comme je le mentionnais dans l'exposé de l'état de la question, par quelques cytologistes dans un certain nombre d'espèces, soit seul, soit concurremment avec celui que j'ai décrit tout à l'heure. Je reviendrai sur ce point important lors de la discussion des résultats de mes observations.

### 3° Stade des filaments en zigzag.

Nous venons de voir que chaque bande s'était transformée en un filament présentant de nombreuses courbures, FIG. **21**. Ces filaments sont très longs, et il est fort difficile, pour ne pas dire impossible, d'en distinguer des extrémités libres, bien qu'en réalité ils soient indépendants, fait qui ressort d'ailleurs de leur origine et de déductions théoriques que j'exposerai plus tard, lorsque je parlerai de l'autonomie des chromosomes.

Les filaments en zigzag sont absolument *simples*, FIG. **21**. Cependant par endroits peuvent subsister de petites mailles qui ne tardent pas sans doute à disparaître, en amenant un renforcement des parties voisines. Leur calibre est assez faible et n'est pas uniforme, car ils présentent de loin en loin, et principalement aux points de courbure, de petits renflements plus colorés, ce qui pourrait faire croire à de réels « *chromomères* »; peut-être cet aspect est-il dû parfois aussi à ce que les portions courbes ne se trouvent pas dans le même plan que le reste. La substance chromosomique est éga-

lement plus concentrée en certaines places correspondant aux parois qui étaient plus fortement épaissies dans les mailles des bandes. Parfois on aperçoit des amas qui semblent isolés, mais en réalité il n'en est rien, car en faisant varier la vis micrométrique, on peut se rendre compte que le filament se poursuit en dessous d'eux.

### 4° Stade de l'apparition de la division longitudinale.

Les filaments en zigzag restent peu de temps homogènes; bientôt apparaissent çà et là dans leur axe de petites boutonnières claires ou légèrement teintées, début de la division longitudinale, FIG. **22**.

Il est *incontestable* que ce phénomène affecte un tractus jusque-là *homogène*, et qu'il n'a absolument rien à voir avec les dualités antérieures des bandes, dualités d'origine catachromasique, ainsi que nous l'avons vu. Je ne m'appesantirai pas pour le moment sur ce fait d'une importance capitale, j'y reviendrai longuement plus tard et ferai ressortir que la division longitudinale est bien un processus essentiellement propre à la période prophasique, de plus qu'il est inexact, comme le prétendent de nombreux cytologistes, qu'elle remonte à l'anaphase ou à la télophase de la cinèse précédente.

Certains alvéoles (*a* et *b*) de la FIG. **22**, alvéoles plus considérables que les autres, sont sans doute des restes de mailles ayant fait partie des bandes d'où proviennent les filaments en zigzag. Quelques-uns disparaîtront, d'autres pourront être compris dans le nouveau processus d'alvéolisation, cas possible pour la maille *c*.

Au moment où se produisent les alvéoles, les éléments chromosomiques sont encore d'allure irrégulière. Ils ne consistent pas en une succession de granules chromatiques indépendants (*chromomères*) fixés sur un substratum lininien, mais bien en un corps chromatique dans toute son étendue, offrant par places encore des parties plus épaissies. Le clivage longitudinal ne débute donc nullement par la bipartition d'une série de chromomères ou de portions situées entre des chromomères successifs. Il n'a pas lieu en même temps sur toute la longueur du chromosome; d'assez grandes portions sont encore homogènes, comme on le voit dans la FIG. **22**, tandis que d'autres sont déjà divisées en deux tractus; peu à peu ce processus devient général, FIG. **23**, **24**, **25**. Les filaments chromosomiques commencent alors à se raccourcir et à rectifier bon nombre de leurs zigzags, FIG. **24**.

### 5° Fin de l'anachromase.

Les travées qui reliaient encore en certains points les deux moitiés filles vont bientôt disparaître et celles-ci seront entièrement libres, mais plus ou moins entrelacées; parfois des saillies restent encore visibles, rarement quelques travées peuvent persister intactes jusqu'à l'anaphase, comme dans le chromosome *a* de la FIG. **32**.

Entre temps, les cordons se raccourcissent et augmentent assez sensiblement de calibre. Au début, leur surface était parsemée de petites aspérités, comme épineuse, FIG. **25**, **26**, puis elle devient lisse, à mesure que s'accomplit le processus de concentration, FIG. **27**. Peu à peu aussi, la fente de division se fait moins apparente, par suite également de ce processus de concentration. Si la plupart du temps elle est encore visible à la fin de la période prophasique, surtout dans le matériel fixé au liquide de BENDA, parfois cependant elle est peu perceptible dans certains chromosomes.

A ce stade, les chromosomes étant allongés et presque toujours recourbés, il est fort difficile de distinguer leurs extrémités libres d'avec celles qui peuvent être produites par le rasoir.

Pendant l'évolution de ces phénomènes, s'est différenciée la figure fusoriale, qui apparait sous forme de deux calottes polaires. Je n'ai pas l'intention de décrire en détail ce processus, car je m'écarterais de mon sujet. Je ferai remarquer seulement que ces calottes débutent par deux petits croissants clairs, qu'à mesure qu'elles augmentent, le noyau diminue nettement de volume et prend une forme ellipsoïdale à grand axe équatorial, ce qui donne tout lieu de penser que l'enchylème, sortant du noyau, sert à l'édification du fuseau.

Il ne m'a pas été donné d'observer le stade ultime de la prophase, celui où la membrane nucléaire disparaissant les chromosomes prennent leurs points d'insertion aux fibres ou lamelles fusoriales qui occupent toute l'aire nucléaire. Ce stade, du reste, n'offre qu'un intérêt secondaire.

## § IV. La métaphase.

Les chromosomes, rangés suivant la plaque équatoriale sont longs et la plupart recourbés, FIG. **191**, **192**, **28**, **29**; ils arrivent par suite très souvent à être sectionnés par le rasoir et les figures deviennent dès lors assez difficilement analysables.

L'insertion des chromosomes est ou *médiane* ou *subterminale*. Je ne

crois pas qu'il y en ait d'absolument terminale, ainsi qu'on pourrait le croire parfois au premier abord, car on ne tarde pas à se convaincre qu'il s'agit de chromosomes sectionnés. Cette insertion se fait soit suivant un petit cône, FIG. **30**, soit suivant une position amincie, comme GRÉGOIRE (1912 [A]) l'a observé dans le *Trillium grandiflorum*.

Les moitiés longitudinales ne sont pas la plupart du temps très apparentes dans le corps du chromosome lui-même, mais parfois elles sont bien distinctes à l'extrémité distale.

La surface des chromosomes est en général lisse; il n'est pas rare cependant d'observer de fines anastomoses, reliant les chromosomes voisins et partant de petites protubérances de leur surface. Elles sont presque toujours limitées à la région proximale des chromosomes. La FIG. **192** en montre de fort beaux exemples.

On rencontre fréquemment des chromosomes semblant présenter un tronçonnement transversal, FIG. **28**, **31**, **192**; on dirait qu'ils ont été coupés comme avec un rasoir. Avec l'objectif O. N. 1,40, on voit toutefois que ces tronçons sont reliés de chaque côté par une ligne chromatique plus ou moins fine. Ce phénomène se produit dès la fin de la période prophasique, FIG. **27**. Disons tout de suite que naturellement il persiste durant l'anaphase, FIG. **36**. Je m'étendrai avec plus de détails sur cette si curieuse particularité, lors de la discussion des résultats de mes observations.

## § V. L'anaphase.

Les deux chromosomes-filles, étroitement pressés l'un contre l'autre durant la métaphase, ne tardent pas à se séparer. Le processus débute en général au point d'insertion, de telle sorte qu'il se produit là un petit écartement. La FIG. **32** est fort probante à cet égard; elle montre aussi que les moitiés sont très régulièrement superposées et nettement distinctes dans le reste de leur étendue, bien qu'encore parfois réunies, dans le chromosome *a* en particulier, par des travées transversales.

L'éloignement des moitiés progresse et il est *indubitable*, de par l'inspection des figures, que ce processus a lieu *dicentriquement*, ainsi que l'a si bien indiqué GRÉGOIRE (1912 [A] et 1912 [B]) pour d'autres espèces. Je ne m'appesantirai pas sur ce point, les FIG. **33**, **34**, étant beaucoup plus démonstratives qu'aucune description. La FIG. **34** montre les chromosomes-filles déjà tout à fait séparés; elle confirme l'exactitude de l'interprétation que ce sont réellement des moitiés longitudinales qui sont distribuées à chaque

pôle et non des chromosomes entiers; le chromosome dédoublé qui occupe le centre était à insertion médiane, les autres à insertion subterminale; les deux chromosomes filles médians affectent déjà une forme en V à ouverture équatoriale, conséquence de l'insertion, les autres, en s'acheminant vers les pôles, garderont la forme presque droite qu'ils avaient, avec seulement une petite portion recourbée.

La FIG. 35, qui représente une partie d'un groupe de chromosomes-filles non loin du pôle et par suite à une phase plus avancée, montre bien les différentes formes de ces chromosomes, formes qui, ainsi que je viens de le dire, sont le résultat de leur mode d'insertion métaphasique. On y remarquera des V à branches presque égales, un V dont une branche est plus longue que l'autre, enfin des chromosomes presque droits en hameçon à l'extrémité polaire; le chromosome de gauche a été vraisemblablement sectionné par le rasoir.

Sur les nombreuses figures qu'il m'a été donné de voir, je n'ai jamais observé durant l'ascension polaire une alvéolisation apparente des chromosomes. Certains aspects pourraient de prime abord faire songer à la présence suivant l'axe du chromosome, d'une partie moins condensée qui constituerait un premier indice d'une alvéolisation. Mais ces aspects, je m'en suis assuré après un examen minutieux, sont dus à une illusion d'optique. La ligne claire — plutôt brillante — que l'on observe suivant la longueur des chromosomes se déplace latéralement lorsqu'on change le point d'observation, pour arriver même à déborder le corps chromosomique; il y a là uniquement un phénomène de réflexion lumineuse que l'on retrouve aussi, mais moins net, sur d'autres corps fortement colorés comme les nucléoles; il paraît ne pas se produire sur les chromosomes de faible calibre.

Malgré cela, lorsque les chromosomes sont groupés en couronne polaire, certains d'entre eux peuvent présenter une partie axiale, très faiblement teintée, ce qui est parfois visible sur des sections transversales, FIG. 2; c'est là le début de l'alvéolisation catachromasique.

## 2. Espèces se rattachant au type de l'Hymenophyllum tunbridgense.

### α. Hymenophyllum demissum, asplenioides et fucoides.

Dans ces espèces, les aspects caryocinétiques ont une grande analogie avec ceux de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, cependant les chromosomes sont moins volumineux.

L'alvéolisation catachromasique y est également très caractérisée, FIG. 37, 42, 43.

Les phénomènes de l'anachromase se poursuivent d'une façon semblable, toutefois les aspects en sont moins clairs que dans la première espèce, et ceci par suite du nombre plus considérable des chromosomes. On y observe aussi des bandes alvéolisées, auxquelles succèdent des filaments en zigzag, qui bientôt deviennent le siège d'un clivage longitudinal, FIG. 38. Les moitiés longitudinales se montrent assez distinctes pendant la fin de la prophase, FIG. 39, et à la métaphase, FIG. 40.

Il m'a été donné d'observer une curieuse structure de certains chromosomes métaphasiques dans l'*Hymenophyllum demissum*, FIG. 41 : ils présentent une sorte d'alvéolisation, la substance étant pour ainsi dire segmentée ou bien répartie d'une façon fort irrégulière. Je reparlerai plus tard de cette particularité.

Les cas de solutions de continuité des chromosomes sont également assez fréquents chez les *Hymenophyllum demissum* et *asplenioides*, moins toutefois que chez l'*H. tunbridgense*. L'*H. fucoides* ne m'en a pas offert d'exemple.

### β. Trichomanes reniforme et Colensoi.

Les figures de ces deux espèces ressemblent beaucoup à celles des *Hymenophyllum demissum*, *asplenioides* et *fucoides*, à tel point qu'on ne saurait les différencier (1); comme chez ces plantes les chromosomes sont plus nombreux et à calibre plus faible que ceux de l'*H. tunbridgense*. Il ne m'a pas été donné d'y voir des solutions de continuité dans leur substance.

La FIG. 44 reproduit un noyau de *Trichomanes reniforme* en catachromase, la FIG. 45 un noyau de *T. Colensoi* avec les bandes au début du processus d'anachromase.

### γ. Leptopteris superba.

Le *Leptopteris superba* constitue un très beau sujet d'étude, dont les figures sont fort claires; cependant les chromosomes sont moins gros que dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*. On y retrouve des aspects analogues.

Les figures de la catachromase sont très remarquables avec leurs chro-

(1) Je décrirai ultérieurement le *Trichomanes radicans* qui s'éloigne d'une façon assez sensible des *T. reniforme* et *Colensoi* et se rapproche du type du *Blechnum occidentale*.

mosomes alvéolisés à surface épineuse et à nombreuses anastomoses, FIG. **47** et **48**; les aspects que présentent les chromosomes ne sont pas du tout ceux d'une spiralisation et les éléments gardent bien leurs extrémités libres sans former un peloton-fille. L'évolution chromosomique a lieu, ainsi que dans les *Hymenophyllum* et *Trichomanes*, par allongement des bandes et renforcement des anastomoses. La FIG. **49** correspond à un état avancé de catachromase : le deuxième chromosome de droite est fort instructif, car il présente à la partie inférieure un épaississement tortueux, épaississement qui, sans nul doute, se conservera dans le « réseau » et le début de l'anachromase. On peut dire que les filaments en zigzag se dessinent dès cette période.

A l'interphase, il est possible, dans la majorité des cas, de discerner encore des bandes chromosomiques, surtout en des points qui ont été déchirés ou dans des fonds de noyaux, FIG. **50**, **51**. Je n'ai jamais trouvé que les deux marges des bandes puissent devenir amplement divergentes; du reste, loin de paraitre plus larges qu'aux stades antérieurs, les bandes sont souvent, au contraire, plus étroites.

Les FIG. **52** et **53** représentent le stade des bandes anachromasiques et le passage aux filaments en zigzag, la FIG. **54**, le début de la division longitudinale se produisant en même temps que la disparition des dernières mailles. L'absence de « chromomères » est manifeste.

La division est bien visible jusqu'à la métaphase; mais comme toujours, lors de la concentration des chromosomes, au début notablement épineux, FIG. **55**, elle est cependant un peu moins évidente, FIG. **56**.

A la métaphase, les chromosomes montrent assez bien leurs moitiés, FIG. **57**, beaucoup plus distinctement que dans presque toutes autres espèces de Filicinées, hormis les *Osmunda*, comme nous le verrons tout à l'heure; ils paraissent tous insérés terminalement ou à peu près.

Je n'ai rencontré dans aucune figure de scissions transversales des chromosomes.

A l'anaphase, les chromosomes ont la forme de bâtonnets un peu courbes, mais leur extrémité polaire n'est pas disposée en hameçon, FIG. **58**, fait qui confirme que l'insertion à l'équateur est terminale ou tout au plus subterminale. Assez souvent, au tassement polaire, les chromosomes se montrent déjà alvéolisés, FIG. **46**, ce qui parait rare chez les Ptéridophytes.

### 8. Osmunda cinnamomea; O. regalis var. obtusiuscula et var. Plumieri.

Ces trois plantes offrent des images absolument identiques, assez semblables à celles que nous avons observées dans le *Leptopteris superba*, mais les chromosomes sont moins gros et les noyaux en général de dimensions plus faibles.

Je donne une série de dessins relatifs aux processus catachromasiques et anachromasiques chez l'*Osmunda cinnamomea* : les chromosomes alvéolisés au début de la catachromase, FIG. **59**, puis à un stade ultérieur, assez proche de l'interphase, FIG. **60**, une bande prise dans un noyau interphasique, FIG. **61**, les bandes au début de l'anachromase, FIG. **62**, le passage des bandes aux filaments en zigzag, FIG. **63**, **64**, un stade un peu ultérieur de filaments en zigzag, FIG. **65**, où on remarque des mailles de bandes non encore transformées, le début du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag, FIG. **66**, enfin deux stades ultérieurs, FIG. **67**, **68**.

Je dois attirer particulièrement l'attention sur ce fait important que les portions marginales des bandes chromosomiques ne paraissent en aucune façon s'écarter l'une de l'autre au cours de l'évolution ultime de la catachromase, FIG. **60** ; dans les noyaux interphasiques — surtout après coloration intense — on retrouve assez facilement ces bandes, et, dans des fonds de noyaux ou en des points offrant une déchirure du noyau, leur présence est des plus claire, FIG. **61**. Nous ferons également remarquer que, si les filaments marginaux des bandes offrent un aspect moniliforme, comme dans les autres espèces précédemment décrites, les parties plus épaissies, granuleuses, ne sont pas indépendantes du reste du tractus.

La transformation des bandes en filaments simples, disposés en zigzag, est très nette dans les *Osmunda*, FIG. **63**, **64** : ils ne résultent pas d'un rapprochement progressif des deux « moitiés » de chaque bande, mais comme chez les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, etc., de l'établissement d'une ligne maîtresse aux dépens des tractus secondaires. Les filaments en zigzag montrent peu à peu des vacuoles, début du clivage longitudinal, FIG. **66**.

La FIG. **70** représente un stade assez avancé d'anachromase chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*; par place, la division commence à être moins apparente.

A la métaphase, les moitiés longitudinales des chromosomes sont en général bien apparentes, FIG. **71**, *O. regalis* var. *obtusiuscula*. Dans l'*O. regalis* var. *obtusiuscula* et dans la var. *Plumieri*, FIG. **221**, **222**, je pense que tous les chromosomes sont insérés terminalement, tandis que dans l'*O.*

*cinnamomea* il existe certainement des chromosomes à insertion intermédiaire, comme le chromosome 1 de la FIG. **69**, ceux-ci du reste sont en bien plus petit nombre.

La FIG. **72** montre pour quelques chromosomes le début de l'ascension polaire anaphasique, chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*; elle est fort démonstrative quant au bien-fondé de l'interprétation classique.

J'ai observé, chez l'*O. cinnamomea*, un ou deux exemples de scissions transversales des chromosomes à la métaphase et, chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*, un chromosome d'un groupe anaphasique qui était formé de trois tronçons.

## CHAPITRE II.

# Pteris cretica et espèces se rattachant à ce type.

### I. Pteris cretica.

#### § I. Le tassement polaire et la catachromase.

Ainsi qu'il se produit dans toutes les espèces, les chromosomes se tassent en arrivant au pôle, FIG. **73**, mais en une masse plus compacte que chez les Fougères précédentes. Dans les préparations bien fixées — par exemple au liquide de BENDA — et dans les parties colorées à point, on observe nettement cependant, au début, des extrémités chromosomiques saillantes du côté équatorial et il est assez aisé de distinguer encore, à un moment plus tardif, les limites latérales des chromosomes.

Bientôt se reforme le nouveau noyau, et les chromosomes, jusqu'alors étroitement pressés ensemble, sont écartés les uns des autres par l'enchylème qui se constitue. Ils paraissent à ce moment, FIG. **74**, **75**, **76**, comme des cordons grêles, plus ou moins parallèles, unis entre eux par des anastomoses. Ils *n'ont subi aucun phénomène d'alvéolisation*, ils se sont seulement étirés, de telle sorte que leur substance, aux points d'attache des anastomoses principalement, a formé des parties plus épaissies et qu'ailleurs elle est restée plus mince. Peut-être y a-t-il eu aussi une légère érosion marginale, certaines extrémités des épaississements et des portions qui leur sont adjacentes présentant une courbure un peu concave; il ne m'a pas été

possible d'élucider ce fait avec certitude, la seule traction exercée par les anastomoses, bien que sans doute très faible, étant capable de produire une telle apparence.

A un examen superficiel, les renflements des chromosomes semblent des granules reliés par des parties plus faiblement colorées, et ceci surtout sur des noyaux qui ont subi une régression trop intense. En réalité, il n'en est rien, car cet aspect disparait lorsqu'on fait varier la vis micrométrique : on voit alors que les amas plus colorés s'atténuent de part et d'autre et font corps avec le reste du filament chromosomique.

Les chromosomes, plus ou moins parallèles, je viens de le dire, ont conservé la position qu'ils occupaient à la fin de l'anaphase. L'absence d'un peloton-fille dans cette espèce est encore très évidente, bien que les aspects en soient un peu moins nets que dans les types à gros chromosomes. Les points épaissis, *points nodaux*, pourrait-on dire, se correspondent avec une remarquable régularité entre filaments voisins. Ce fait s'explique aisément par la présence d'anastomoses à leur niveau et prouve que ces dernières, comme nous l'avons vu aussi dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, proviennent de parties chromosomiques qui, s'étant accolées par endroits, se sont étirées au moment de la séparation des différents cordons. Par leur allure parallèle, par la correspondance de leurs *points nodaux*, les chromosomes présentent de la sorte un aspect très caractéristique de *fausses bandes*, deux chromosomes voisins simulant alors les deux bordures d'un chromosome alvéolisé dont les travées centrales, fortement amincies, seraient représentées par les connexions anastomosiques reliant les deux filaments et dont presque toute la substance se serait portée sur les parties latérales.

De même que dans les espèces à chromosomes alvéolisés l'enchylème nucléaire présente une teinte grisâtre.

Les phénomènes essentiels de catachromase, c'est-à-dire ceux qui arrivent à „ défaire " le chromosome, sont, dans cette espèce, presque réduits au minimum, au seul étirement de sa substance.

C'est par un allongement plus accentué des cordons chromosomiques, qui peu à peu perdent en partie leur régularité d'allure et d'arrangement, et par un renforcement des anastomoses, que le noyau télophasique évolue vers le stade de " réseau ", FIG. 77.

## § II. L'interphase.

A l'interphase, le noyau présente encore certains des alignements qu'il offrait au début de la catachromase; ainsi on reconnait bon nombre de

filaments parallèles qu'on pourrait prendre, si on n'en avait pas suivi la genèse, pour des dualités de bandes. Cependant la structure nucléaire est plus enchevêtrée, les filaments étant très longs et passant les uns par dessus les autres, FIG. **78**, **79**. Ils sont pâles avec, de distance en distance, des nodosités plus fortement colorées, nodosités qui se correspondent dans les parties restées parallèles; de nombreuses anastomoses les unissent.

Comme dans les espèces que nous avons précédemment décrites, la cavité nucléaire entière est occupée par le lacis chromosomique qui ne laisse aucun espace libre autour des nucléoles, du moins dans les noyaux bien fixés, FIG. **78**. Là encore le choix du fixateur n'est pas indifférent, car, avec certains d'entre eux, surtout au centre de la racine, FIG. **80**, se montrent ces lacunes périnucléolaires si fréquentes dans le matériel soumis aux réactifs gonflants.

## § III. L'anachromase.

Les phénomènes de l'anachromase, au moins jusqu'à l'apparition du clivage longitudinal, se déroulent suivant une modalité toute différente de celle des espèces à gros chromosomes. Pour permettre la comparaison avec ces dernières, il me paraît utile d'en diviser la description en trois étapes :

1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale.
2° Stade d'apparition de la division longitudinale.
3° Fin de l'anachromase.

### 1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale.

Nous assistons à la formation de filaments à peu près également calibrés, libres d'anastomoses et d'allure assez régulière. Peu à peu, en effet, les connexions qui unissaient les divers filaments chromosomiques se rompent et se rétractent; en même temps il se produit une régularisation de leur substance, l'aspect quasi moniliforme, qu'ils possédaient antérieurement, disparaissant par suite d'un écoulement de la chromatine, abandonnant en partie les portions renflées pour se porter sur le reste du filament. Des noyaux, comme ceux reproduits dans les FIG. **81** et **82**, montrent que ce phénomène ne s'effectue pas d'une façon uniforme dans toute l'étendue du réseau chromatique et que certains cordons sont déjà d'un calibre plus régulier et plus fort, alors que d'autres présentent encore l'aspect qu'ils avaient acquis à la catachromase. La rétraction des anastomoses est en fin

de compte assez rapide et accompagne le processus de reconcentration chromosomique; il se produit aussi un éclaircissement du fond nucléaire.

Le noyau se trouve bientôt occupé, FIG. **83**, **84**, par des éléments très allongés et partant encore minces, présentant d'assez nombreuses flexuosités et courbures, bien que parfois de grandes longueurs soient presque rectilignes. Ce stade est l'équivalent de celui des filaments en zigzag dans les noyaux à bandes chromosomiques alvéolisées. Il est tout naturel que leur allure soit toutefois plus régulière, car nous venons de voir combien leur origine est différente. Certaines figures, telle la FIG. **84**, ont cependant une assez grande analogie avec celles d'un *Hymenophyllum* ou d'un *Leptopteris* et, si on n'avait pas suivi l'évolution antérieure, il ne serait guère possible de dire si elles appartiennent à un type sans bandes alvéolisées ou à un type à bandes alvéolisées.

Moins encore que dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, et cela par suite d'une plus grande ténuité, il ne m'a pas été possible, à ce stade, de constater si les éléments sont discontinus ou bien forment un peloton continu. Du reste, comme dans la première espèce, il est hors de doute qu'ils sont séparés. Nous reviendrons plus tard sur ce sujet.

### 2° Stade d'apparition de la division longitudinale.

C'est dans les figures quelque peu postérieures à celles des cordons flexueux, alors que ces derniers sont devenus d'allure plus régulière, que le début de la division longitudinale se marque par une série de petites boutonnières claires, FIG. **85**. Le phénomène commence parfois plus tôt dans des filaments irréguliers, comme par exemple ceux de la FIG. **84**, mais il est alors peu accentué.

Les premiers aspects de la division longitudinale, même le stade de la FIG. **85**, avec vacuoles fort nombreuses, sont assez difficiles à découvrir, car ils demeurent peu de temps visibles et ne sont clairs que sur des préparations fortement colorées, où les vacuoles tranchent bien sur le noir des portions encore homogènes.

La division longitudinale apparaît donc, dans le *Pteris cretica*, à un moment sensiblement identique à celui où elle débute dans les objets à bandes alvéolisées. Le cas de cette espèce est encore plus instructif, car vraiment ici on ne pourrait mettre en doute qu'elle se produise bien pendant la période d'évolution prophasique, puisque antérieurement les chromosomes n'ont subi aucun phénomène d'alvéolisation quelconque.

Il est de toute évidence aussi que cette division ne procède pas d'une bipartition de « *chromomères* » ou bien de portions intermédiaires à des « chromomères », puisque nous ne voyons ici rien de semblable à ces granules — qui n'ont jamais existé sans doute que dans l'imagination de certains cytologistes !

### 3° Fin de l'anachromase.

Durant la concentration et le raccourcissement des éléments chromosomiques, on perd complètement de vue le tracé de la division longitudinale, de telle sorte que pendant toute la dernière période des processus anachromasiques, aussi bien dans le matériel fixé au liquide de Benda que dans celui qui a été soumis aux solutions forte ou faible de Flemming, les chromosomes semblent homogènes, fig. 86. Ce qui ne veut pas signifier que le phénomène d'alvéolisation et de séparation des deux moitiés-filles ne se continue pour ainsi dire en sourdine, les deux parties étant tellement rapprochées qu'elles ne peuvent être distinguées l'une de l'autre.

Il est impossible d'admettre une soudure, puis l'apparition d'une nouvelle division, car au début de l'anaphase, au moment où se produit la dissociation dicentrique des chromosomes, la fente est de nouveau bien visible et possède tous les caractères d'une scission ancienne qui a été momentanément voilée.

Pendant tout le temps que s'effectue le raccourcissement des chromosomes, leur surface est lisse et ne présente aucune aspérité, contrairement à ce qui a lieu pour les gros chromosomes.

Concurremment se différencie la figure fusoriale par deux calottes polaires. Comme cela se produit dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, on voit, à mesure que les calottes augmentent, le noyau diminuer de volume, ce qui indique la participation très probable de l'enchylème nucléaire à la production de la substance fusoriale.

La membrane nucléaire se dissout et les chromosomes, groupés au centre de la figure achromatique, — celle-ci de structure très vaguement fibrillaire, avec le fixateur de Benda entre autres, — forment une masse assez tassée, au milieu de laquelle on voit fréquemment le nucléole.

## § IV La métaphase.

Les chromosomes, à la métaphase, tout au moins ceux de la partie centrale, sont couchés parallèlement aux fibres fusoriales, mais présentent

leurs extrémités proximales souvent un peu recourbées, rangées toutes très régulièrement dans un même plan ou plan équatorial, le reste du corps étant plus ou moins rectiligne ou même courbe, FIG. **87** (1). Les chromosomes des bords sont presque toujours disposés suivant toute leur longueur dans le plan équatorial et forment une sorte de couronne, qui est bien évidente dans les métaphases vues du pôle, FIG. **206**, **207**, **208**, **209**.

Je parlerai ultérieurement des différences de longueur que l'on constate parmi les chromosomes.

L'insertion de tous les chromosomes est sans doute *terminale*, tout au moins on peut dire que tous ceux qui constituent la couronne périphérique possèdent cette disposition. On remarque très nettement que le corps chromosomique est effilé au point d'insertion, FIG. **206**, **207**, **208**, **209**.

Dans la majorité des figures, les deux moitiés longitudinales qui forment les chromosomes métaphasiques n'apparaissent pas distinctement, ainsi que cela a lieu durant la dernière période de l'évolution prophasique.

La surface des chromosomes est lisse. Très rarement il existe des anastomoses entre éléments voisins; je n'en ai remarqué qu'un seul exemple.

Il ne m'a jamais été donné d'observer chez le *Pteris cretica* des fentes transversales dans les chromosomes.

### § V. L'anaphase.

Les aspects du début de l'anaphase sont assez embrouillés, mais il est toutefois facile de se convaincre, principalement par l'examen des parties marginales, qu'ici, comme ailleurs, ce sont bien *les moitiés-filles des chromosomes qui vont se diriger chacune vers un pôle.*

La FIG. **88** montre les chromosomes-filles commençant à se dissocier sur une certaine longueur; la FIG. **89**, où je n'ai dessiné que les plus clairs, nous offre la phase ultime de leur écartement dicentrique.

En s'acheminant vers les pôles, ils constituent bientôt deux couronnes et se présentent alors sous la forme de bâtonnets, de structure homogène, assez tassés les uns contre les autres.

## 2. Espèces se rattachant au type du Pteris cretica.

Toutes les Polypodiacées que j'ai étudiées, sauf le *Blechnum occidentale*, offrent une grande analogie, quant à l'évolution de l'élément chro-

(1) La gouttelette nucléolaire située à la partie supérieure de la figure aurait dû être représentée comme touchant au chromosome. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

mosomique, avec le *Pteris cretica* (y compris les variétés *Ouvrardii* et *albo-lineata*).

Ce sont, outre d'autres *Pteris* :

*P. multifida*
— *dentata*
— *tremula*

les espèces suivantes, parmi les Polypodiacées :

*Cystopteris bulbifera*
*Dryopteris mollis*
— *Filix-mas* Subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*
— — — var. *Borreri*
— — *spinulosa* subsp *dilatata* var. *oblonga*
× — *subalpina*
— *setigera*
*Oleandra articulata*
*Nephrolepis exaltata* (et forma *Piersonii* et *Whitmanii*)
*Saccoloma domingense*
*Dennstædtia cornuta*
*Phyllitis Scolopendrium* (et forma *crispum* et *ramo-marginatum*)
*Asplenium Adiantum-nigrum* subsp. *nigrum* var. *argutum*
— *Trichomanes*
*Woodwardia radicans*
*Doodia aspera*
*Pellæa viridis*
*Adiantum capillus-Veneris*
— *cuneatum*
— *hispidulum*
*Polypodium aureum*
— *vulgare* (var. *commune* et forma *cornubiense*)
× — *Schneideri*
*Platycerium bifurcatum.*

Il en est de même des Cyathéacées :

*Dicksonia antartica*
*Cibotium regale*
*Alsophila excelsa*
— *phalerata*
— *Marshalliana*

Parkériacées :

*Ceratopteris thalictroides*

Schizéacées :

*Lygodium japonicum*

Gleichéniacées :

*Gleichenia flabellata.*

Ophioglossacées :

*Ophioglossum vulgatum.*

Les Marsiléacées *(Marsilea quadrifolia et Drummondii, Pilularia globulifera)* sont aussi à rapprocher du type offert par le *Pteris cretica.*

Je vais passer brièvement en revue les différentes phases de l'évolution chromosomique telle qu'elle se présente dans ces espèces, en indiquant certaines particularités que peuvent offrir quelques-unes d'entre elles.

## A. Catachromase.

Dans la majorité des cas, les choses se passent comme chez le *Pteris cretica :* les chromosomes ne subissent, durant l'évolution catachromasique, qu'un seul étirement de leur substance, sans aucune alvéolisation, FIG. **90**, **91**, **92**, **93**, **94**, **97**, **104**, **109**, **110**, **115**, **123**, **124**, **129**, **130**, **132**, **135**, **142**. Cependant les chromosomes de quelques espèces, *Polypodium vulgare, Phyllitis Scolopendrium*, *Alsophila Marshalliana*, peuvent être le siège d'une légère alvéolisation.

Dans le *Polypodium vulgare*, alors que la plupart des chromosomes sont identiques à ceux du *Pteris cretica*, on en rencontre parfois, et ceci *dans un même noyau*, qui présentent, par exemple entre deux parties épaissies, une petite boutonnière claire, ainsi qu'on peut le voir dans le chromosome de gauche de la FIG. **114** ou dans le chromosome de droite et celui de gauche de la FIG. **111**. D'autres fois, le processus peut être plus étendu et affecter la presque totalité de la longueur du chromosome, FIG. **113**. Les alvéoles ainsi formés sont extrêmement étroits; on remarquera dans le chromosome de gauche de la FIG. **113** que les travées chromosomiques, circonscrivant ces alvéoles, ont une épaisseur inégale et dessinent même des aspects en zigzag, comme je l'ai décrit dans les gros chromosomes des *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, etc.

Quelques chromosomes du *Phyllitis Scolopendrium* et de l'*Alsophila Marshalliana* peuvent aussi offrir une légère alvéolisation, mais paraissant toujours réduite à une seule maille très étroite, FIG. **91** et **98**.

Ces faits constituent des exceptions, mais je ne saurais vraiment trop insister sur l'importance qu'on doit y attacher, puisqu'ils montrent qu'il n'y a pas de règle absolue et que les deux grandes modalités du processus catachromasique : alvéolisation et non alvéolisation, qui nous semblaient si tranchées, se rejoignent pour ainsi dire dans ces espèces.

Le × *Polypodium Schneideri* m'a présenté une très curieuse particularité : au milieu de filaments d'un aspect identique à ceux du *P. vulgare*,

c'est-à-dire assez minces et moniliformes, s'en rencontrent d'autres, en plus petit nombre, d'un calibre beaucoup plus fort, beaucoup plus régulier, et bien plus colorés, FIG. **124**. De prime abord, je pensais que j'avais affaire à des chondriocontes plaqués sur le noyau, mais je dus vite abandonner cette supposition, après examen attentif, car je rencontrais de semblables éléments dans *toutes* les figures, même dans celles des préparations où l'appareil mitochondrial n'était pas coloré; ces gros cordons faisaient donc absolument partie de la structure nucléaire et n'étaient point en dehors. J'ajouterai que je m'étais servi comme fixateur du liquide de BENDA. En traitant du matériel par le picroformol de BOUIN, qui eut l'avantage de me débarrasser complètement des chondriosomes, je trouvais des aspects semblables, FIG. **126**, les gros cordons étaient même encore plus apparents, s'il est possible, gonflés qu'ils avaient été par le réactif. Nous reviendrons, lors de la discussion, sur ce singulier cas de dimorphisme.

## B. Interphase.

Les éléments chromosomiques, à l'interphase, FIG. **105**, **116**, **117**(1), **131**, consistent en filaments granuleux fortement anastomosés entre eux, disposés en tous sens au milieu de la cavité nucléaire; ils offrent fréquemment des parallélismes d'alignements très nets, ce qui indique que ces chromosomes n'ont guère subi de changement dans leur position, depuis le début de la catachromase. Les *Marsilea*, FIG. **133**, *M. quadrifolia*, et le *Pilularia globulifera*, FIG. **137**, possèdent des éléments chromosomiques constitués par des filaments très grêles, retenant fort peu le colorant, sauf aux points où existent de légers épaississements.

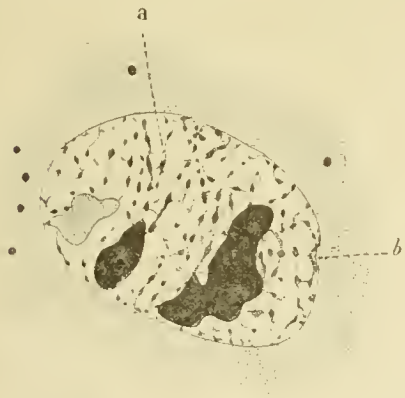



FIG. A. *Polypodium vulgare*. Noyau interphasique: en a et en *b* deux petites mailles. BENDA. Obj. ZEISS d. f. 2 mm., n. a. 1,30. Oc. 18.

Dans les espèces qui présentent parfois des chromosomes en partie alvéolisés, comme le *Polypodium vulgare*, il est possible de reconnaître encore l'indication de cette alvéolisation, par exemple dans la FIG. A en a; la petite

(1) La FIG. **117** a été mal reproduite dans la PL. IV. On en trouvera ici un dessin dans le texte, dessin beaucoup plus fidèle, FIG. A. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

maille *b* située à la partie droite de la même figure semble également une dualité du chromosome qui est appliqué contre la membrane nucléaire, mais il se peut aussi qu'elle soit due à une portion descendante du chromosome courbe voisin qui viendrait enlacer pour ainsi dire le premier et former ainsi en *b* un petit espace nous paraissant un réel alvéole.

Les noyaux du × *Polypodium Schneideri*, FIG. **125**, possèdent encore les mêmes caractères que ceux des stades antérieurs de la télophase, avec leur dimorphisme d'éléments.

## C. Anachromase.

Les phénomènes anachromasiques consistent essentiellement, à leur première période, comme nous l'avons vu pour le *Pteris cretica*, dans la formation de cordons homogènes sur toute leur longueur et libres d'anastomoses, par suite d'une égalisation de la substance et d'une rétraction des connexions.

J'ai reproduit le stade de début de l'anachromase chez les *Polypodium vulgare*, FIG. **118** et **119**, *Marsilea quadrifolia*, FIG. **134**, *Pilularia globulifera*, FIG. **138**.

Tout porte à croire que dans certains noyaux de *Polypodium vulgare* et de *Phyllitis Scolopendrium*, il existe, à côté de filaments simples, quelques petites bandes ou tronçons de bandes, dérivées de celles de la catachromase, par exemple les deux filaments étroitement parallèles de la partie gauche de la FIG. **119**, relative au *P. vulgare*; je n'ai pu toutefois m'en assurer avec certitude. S'il en était ainsi, quelques filaments ou portions de filaments du stade suivant, FIG. **120**, deviendraient simples par un mécanisme semblable à celui que nous avons décrit dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, c'est-à-dire par rétraction de certaines parois des mailles et de certaines travées. Quoi qu'il en soit, ce processus est tout à fait accessoire, puisque la grande majorité des éléments chromosomiques évoluent suivant le mode du *Pteris cretica*.

Chez le × *Polypodium Schneideri*, les filaments perdent assez vite leur caractère hétéromorphe, par égalisation de la substance des éléments moniliformes, de telle sorte que bientôt, FIG. **127**, le noyau prend l'aspect qu'il possède dans les autres *Polypodium*.

La division longitudinale se manifeste dans toutes les espèces à un moment identique, lorsque les filaments sont devenus d'un calibre régulier

ou à peu près (1). Les figures suivantes reproduisent le début de la division dans les *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. **103**, *Polypodium aureum*, FIG. **106**, *P. vulgare*, FIG. **121**, × *P. Schneideri*, FIG. **128**; les FIG. **95** *(Dryopteris mollis)* et **139** *(Pilularia globulifera)* sont relatives à un stade ultérieur. Comme dans le *Pteris cretica*, les chromosomes ne tardent pas toutefois à ne plus montrer d'apparence de division; les *Phyllitis Scolopendrium* et *Polypodium aureum* cependant constituent des exceptions, et l'on peut, dans la plupart des cas, chez ces deux espèces, distinguer assez facilement les moitiés chromosomiques-filles durant toute la fin de l'anachromase (FIG. **100**, *Phyllitis Scolopendrium*; FIG. **107**, *Polypodium aureum)*.

## D. Métaphase.

Les chromosomes métaphasiques dans les différentes espèces de cette catégorie possèdent en général une insertion terminale; cependant chez quelques-unes, à côté d'un grand nombre de chromosomes insérés terminalement, on en remarque certains à insertion intermédiaire, comme dans les *Nephrolepis exaltata*, FIG. **237**, *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. **204**, chromosome 1, *Woodwardia radicans*, FIG. **203**, *Dennstædtia cornuta*, FIG. **198**A, où l'insertion intermédiaire des chromosomes périphériques, numérotés de 1 à 9, est particulièrement claire, *Ceratopteris thalictroides*, FIG. **216**, *Lygodium japonicum*, FIG. **217**, et *Pilularia globulifera*, FIG. **228**, **229**, **230**, **231**, **232** et **233**. Dans le *Doodia aspera*, FIG. **101**, on rencontre les trois modes d'insertion chromosomique : terminale, intermédiaire et médiane (pour ce dernier cas, cf. le chromosome *3* de la FIG. **101** et le chromosome 1 de la FIG. **102**); il en est de même chez le *Dryopteris mollis* (le chromosome 1 de la FIG. **96** possède une insertion médiane).

Je dois mentionner l'*Ophioglossum vulgatum* dont les métaphases avec leurs si nombreux chromosomes grêles et courts sont particulièrement remarquables. La FIG. **143** reproduit une vue de face, la FIG. **144** une portion d'une vue polaire, celle-ci montrant la forme exacte des chromosomes.

A signaler dans les FIG. **199** *(Phyllitis Scolopendrium)*, **204** *(Adiantum capillus-Veneris)*, **215** *(Polypodium aureum)*, **217** *(Lygodium japonicum)* la présence d'anastomoses reliant les chromosomes.

Je n'ai noté de cas de « scissions transversales » des chromosomes que chez le *Phyllitis Scolopendrium* forma *crispum*, FIG. **200**, en a.

(1) Il ne m'a pas été donné d'observer des figures de division dans les *Marsilea quadrifolia* et *Drummondii* ainsi que dans l'*Ophioglossum vulgatum*, mon matériel ne contenant que très peu de noyaux en anachromase, mais je ne doute pas qu'elle ne se produise dans les mêmes conditions que chez les autres plantes.

### E. Anaphase.

Les quelques aspects de début d'anaphase, qu'il m'a été possible d'observer dans une ou deux espèces, m'ont bien confirmé encore que ce sont réellement les moitiés-filles qui se séparent et non les chromosomes entiers.

Les chromosomes des couronnes polaires affectent presque toujours une forme à peu près droite, non recourbée en crochet, conséquence de leur mode d'insertion (terminale), mais chez quelques espèces, comme le *Pilularia globulifera*, certains chromosomes, à insertion intermédiaire, se présentent comme des V à branches inégales, FIG. **140** et **141**. Dans toutes ces plantes, les chromosomes sont absolument homogènes et, chez le *Polypodium vulgare* en particulier, malgré le soin que j'y ai apporté, je n'ai pu arriver à découvrir un indice quelconque de l'alvéolisation que certains d'entre eux pourront présenter à la télophase.

La FIG. **145** reproduit un stade de fin d'anaphase dans l'*Ophioglossum vulgatum*.

## CHAPITRE III.

# Azolla caroliniana; Salvinia auriculata et S. natans.

L'évolution chromosomique, dans ces deux espèces, est extrêmement simple, puisque le chromosome, toujours reconnaissable au cours de la cinèse, ne subit guère de modifications notables, si ce n'est, à l'anachromase, un assez faible allongement et le processus de la division longitudinale.

Ce type est par conséquent un des plus caractéristiques, ainsi que je le ferai ressortir plus tard, pour étayer la thèse de l'autonomie des chromosomes. Cette particularité, jointe à quelques autres, font de l'*Azolla* et du *Salvinia* des espèces des plus intéressantes au point de vue cytologique.

## I. Azolla caroliniana.

### § I. Le tassement polaire et la catachromase.

Les chromosomes-filles, assemblés au pôle, se montrent sous forme de petits bâtonnets, quelque peu comparables à certains bacilles, étroitement pressés les uns contre les autres, FIG. **146**. De même que dans les diverses

espèces, et cela malgré les faibles dimensions des éléments et du groupement qu'ils constituent, on se rend très bien compte qu'ils conservent leur individualité.

Peu après, lorsque le noyau se reforme, on assiste à un simple éloignement des corps chromosomiques. C'est à ce seul processus et à la constitution de fines anastomoses entre les éléments que se réduisent les phénomènes catachromasiques, FIG. **147, 148, 149.** Il ne s'effectue aucune alvéolisation et, ajouterai-je, aucun étirement des corps chromosomiques, puisqu'au contraire ceux-ci deviennent même moins allongés que précédemment.

D'une manière insensible, il se produit une augmentation de volume du noyau, qui d'ovoïde devient sphérique, et en même temps une dissémination des chromosomes : on arrive ainsi au stade ultime de la catachromase, qui est celui que présentent les noyaux interphasiques.

## § II. L'interphase.

Dans les cellules du périblème et du plérome de la racine, les noyaux se présentent à ce moment avec la structure suivante, FIG. **150, 151** : au centre un gros nucléole arrondi, occupant souvent presque la moitié de la cavité nucléaire, puis disséminés dans cette cavité, des éléments chromosomiques très pâles, retenant fort mal le colorant ; ils se montrent, de même que dans les stades antérieurs de la catachromase, comme de petites masses arrondies ou ovoïdes ; les très fines anastomoses qui les relient sont pour ainsi dire invisibles.

D'autre part, dans les cellules du calyptrogène et du dermatogène, les noyaux offrent une structure un peu différente de celle que je viens de décrire. L'élément nucléolaire est fort réduit et consiste en un ou deux petits nucléoles ou même quelques globules d'un volume à peine supérieur à celui des corps chromosomiques, mais cependant plus intensément colorés que ces derniers. Ces corps chromosomiques ont une forme identique à ceux des autres noyaux, mais ils sont bien plus fortement colorés et nettement anastomosés entre eux, FIG. **152, 153, 154, 155.**

Je n'ai pas rencontré une disposition générale appariée des éléments chromosomiques à ces stades ; si on en voit parfois des exemples, ce n'est que fortuitement.

## § III. L'anachromase.

Les processus d'anachromase consistent essentiellement en un assez faible allongement des éléments chromosomiques qui, de la forme arrondie

ou ovoïde, passent à celle de bâtonnets relativements courts, assez fréquemment recourbés. Le phénomène débute, pour ce qui est des noyaux à éléments peu chromatophiles, par une augmentation de la colorabilité de ces éléments, FIG. **156**. En même temps, ou à peu près, la majeure partie des anastomoses disparaît, soit que celles-ci se rompent, soit que la substance du corps chromosomique s'écoule sur une portion de ces connexions. A ce moment on ne voit pas encore d'indice du clivage longitudinal.

Le clivage est fort difficile à discerner, par suite du très faible calibre offert par les chromosomes; j'ai pu cependant l'observer d'une façon certaine vers la fin de la période prophasique sur quelques chromosomes, FIG. **157**, chromosomes *a*, *b*, *c*. Le crayon ne reproduit qu'imparfaitement les aspects, dont on peut se rendre compte en faisant varier la vis micrométrique.

## § IV. La métaphase et l'anaphase.

La forme exacte des chromosomes disposés suivant la plaque équatoriale ne peut être observée que sur les figures vues du pôle, FIG. **223**, **224** : ils se présentent comme des bâtonnets courts (les plus allongés ont une longueur de 1μ,50); on doit noter qu'il existe des chromosomes de taille différente et que souvent ils sont reliés entre eux par de fines anastomoses. D'après les figures vues de face, FIG. **158**, il semblerait que les chromosomes sont moins allongés, offrant la plupart du temps l'aspect de petits corps ovoïdes ou de bâtonnets extrêmement courts. Cette particularité est due à ce que la plus grande partie du chromosome se trouve située dans le plan équatorial et que, de face, on ne voit guère que son extrémité proximale.

Je n'ai pu parvenir à déterminer quel était le mode d'insertion au fuseau des chromosomes de l'*Azolla caroliniana*.

Dans les métaphases vues du pôle, FIG. **223**, **224**, on remarque que les chromosomes offrent une tendance à se grouper en séries linéaires.

La dissociation dicentrique des chromosomes-filles est pour ainsi dire impossible à suivre, d'abord en raison de la petitesse et du grand nombre des chromosomes, puis du fait de leur position même.

J'ai dessiné, FIG. **159**, un stade d'anaphase montrant les deux groupes chromosomiques en marche vers les pôles. Cette figure indique bien la forme des chromosomes à ce moment.

## 2. Salvinia auriculata et S. natans.

Dans le *Salvinia auriculata* les figures caryocinétiques, que j'ai étudiées dans le méristème foliaire, sont à peu près semblables à celles que l'on observe chez l'*Azolla caroliniana*.

Les phénomènes de la catachromase se passent d'une façon identique, FIG. **160**. Dans les noyaux de l'interphase, FIG. **161**, **162**, **163**, **164**, **165**, les éléments chromosomiques apparaissent de même comme de petites masses ovoïdes ou arrondies, mais elles sont plus chromatophiles que chez l'*Azolla* et on observe presque toujours distinctement les anastomoses qui les relient.

Dans la majorité des noyaux, FIG. **162**, **163**(1), **164**, **165**(1), on remarque à côté du nucléole, une, plus rarement deux plaquettes rectangulaires; ce sont des cristalloïdes protéiques. Ces formations, à ce que je sache, n'avaient pas encore été signalées chez les Hydroptéridées. Je n'en ai pas observé dans les noyaux des feuilles adultes.

Les processus anachromasiques ont lieu comme chez l'*Azolla*; j'ai dessiné, FIG. **166**, un stade de la fin de l'anachromase, on y voit la division longitudinale dans quelques chromosomes (principalement dans ceux marqués *a* et *b*); les aspects ne sont guère plus manifestes que chez l'*Azolla*.

A la métaphase, les chromosomes vus du pôle, FIG. **225**, **226**, affectent des formes assez identiques à ceux de l'*Azolla*, ils sont cependant un peu plus gros; on peut voir aussi qu'ils offrent une inégalité de longueur, qu'un certain nombre sont réunis entre eux par des anastomoses et qu'enfin ils présentent une tendance à se grouper en séries linéaires.

A ce moment, les cristalloïdes sont rejetés dans le cytoplasme, FIG. **167**; ils sont encore tout à fait intacts. Je n'ai pu suivre l'évolution ultérieure de ces corps, ni leur genèse.

Le *Salvinia natans* se distingue immédiatement du *S. auriculata* par l'absence complète de cristalloïdes nucléaires, FIG. **167**bis. Les images caryocinétiques offrent une assez grande analogie avec celles du *S. auriculata*. Les chromosomes métaphasiques sont plus grêles et plus recourbés que dans cette dernière espèce; ils sont très rapprochés les uns des autres, au point que l'ensemble d'une plaque vue du pôle est peu analysable, même dans la partie périphérique. De même que chez le *S. auriculata*, il existe d'assez fréquentes anastomoses entre les éléments.

(1) Un corpuscule chromosomique dans les FIG. **163** et **165** a été par erreur figuré comme ayant une partie centrale claire *(Note ajoutée pendant l'impression)*.

CHAPITRE IV.

# Blechnum occidentale et espèces se rattachant à ce type.

## I. Blechnum occidentale.

Je serai naturellement bref en ce qui concerne l'exposé des phénomènes de l'évolution chromosomique dans le *Blechnum occidentale*, car après avoir décrit, d'une façon aussi détaillée que possible, trois types d'espèces, l'un à gros chromosomes avec alvéolisation catachromasique, l'autre à chromosomes longs et grêles et enfin le troisième à chromosomes courts, ces deux derniers sans alvéolisation, je serais sujet à maintes redites, puisque le *Blechnum* offre un type pour ainsi dire intermédiaire, en ce sens que les chromosomes, de calibre assez restreint, peuvent soit s'alvéoliser soit ne subir aucune alvéolisation. Toutefois cet objet nous fournit l'occasion d'insister à nouveau sur certains faits encore en litige et particulièrement importants pour l'examen des interprétations générales.

### § I. Le tassement polaire et la catachromase.

Le tassement polaire ne présente rien de particulier : les figures sont identiques à celles des autres espèces et les chromosomes demeurent ici encore parfaitement distincts et par leurs flancs et par leurs extrémités.

Lorsque le noyau-fille s'est reconstitué et que les chromosomes se trouvent écartés à nouveau les uns des autres, ceux-ci apparaissent comme des cordons plus ou moins parallèles et anastomosés, de calibre toutefois assez faible, et la plupart nettement *alvéolisés*, FIG. **168**, **169**. Toutefois, dans un certain nombre de noyaux ou même en mélange avec les chromosomes alvéolisés d'un noyau donné, on en trouve qui n'offrent qu'une seule maille ou bien encore d'autres chez lesquels il est impossible de découvrir d'alvéolisation, FIG. **170**; ces derniers ont un aspect analogue à celui que nous avons décrit chez les autres Polypodiacées.

Les éléments étant plutôt grêles, les alvéoles qu'ils présentent affectent presque toujours une forme allongée. Les parois de ceux-ci, dans quelques parties, sont minces, dans d'autres plus épaisses; certains aspects, dès lors, *simulent* peut-être plus qu'ailleurs ceux d'une « spiralisation ». D'autre part,

des chromosomes, comme celui de droite de la FIG. **169**, pourraient vraiment faire croire à l'existence d'une division longitudinale, tant par la régularité de l'alvéolisation que par la correspondance des nodosités de leurs parois. Je pensais que c'étaient des figures de ce genre qui avaient amené HOF à admettre pour l'*Ephedra major* une division longitudinale catachromasique, mais j'ai pu me convaincre qu'en réalité les figures d'*Ephedra*, comme je l'indiquerai par la suite, sont bien moins favorables encore à cette interprétation inexacte.

L'absence d'un peloton-fille est de toute évidence chez le *Blechnum occidentale*.

## § II. L'interphase.

La structure des noyaux interphasiques est assez obscure par suite du grand nombre des chromosomes (1). Elle comporte un ensemble de filaments s'entrecroisant en tous sens, FIG. **171**; cependant il est possible, par places, de se rendre compte qu'il persiste encore des bandes alvéolisées.

## § III. L'anachromase.

Comme les noyaux contiennent, à côté d'éléments qui ont subi à la télophase une alvéolisation, d'autres chromosomes qui sont restés à l'état de filaments simples, on pourrait s'attendre à trouver dans l'évolution anachromasique deux modes de reconcentration des chromosomes, mais les figures sont extrêmement embrouillées et il est pour ainsi dire impossible de faire la part des deux processus qui certainement doivent s'y trouver.

On reconnaît cependant des bandes alvéolisées, surtout dans les coupes n'intéressant que des fonds de noyaux, FIG. **172**. Ces bandes, se dégageant peu à peu du « réseau » par rétraction d'une partie des anastomoses et renforcement de certains tractus, donnent naissance à des filaments en zigzag, FIG. **173**, suivant un processus semblable à celui que nous avons suivi dans les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, etc. La FIG. **174** montre le stade de ces filaments, fort longs, à allure capricieuse et pourvus, çà et là, de nodosités, restes de travées des anciennes bandes alvéolaires ou de portions plus épaissies de leur marge. Là encore, on ne peut constater l'existence de « chromomères ».

(1) Le nombre des chromosomes dans le *Blechnum occidentale* n'est certainement pas inférieur à 100, ainsi que je le dirai plus loin; il ne m'a pas été possible d'arriver à une numération exacte.

Les filaments simples, d'origine télophasique, lorsqu'ils existent, doivent se concentrer d'une manière analogue à celle observée dans les autres espèces, mais il est presque illusoire, ainsi que je l'ai dit, de chercher à les discerner au milieu des dualités des bandes, d'autant plus que les filaments flexueux produits dans l'un ou l'autre cas ne sont pas grandement différents.

La division longitudinale apparaît peu après le stade des filaments en zigzag, lorsque ceux-ci rectifient leurs courbures, FIG. **175**. Comme dans le plus grand nombre des Polypodiacées que j'ai étudiées, elle ne demeure pas longtemps visible et, durant toute la dernière période de l'anachromase, les filaments semblent complètement homogènes. La FIG. **176** montre dans sa partie droite deux filaments ayant gardé encore apparente leur division, alors qu'on ne la voit plus du tout dans les autres.

### § IV. La métaphase et l'anaphase.

Les chromosomes métaphasiques sont les uns à insertion terminale, les autres à insertion intermédiaire (pour ce dernier cas, par exemple ceux numérotés 1, 2 et 3 dans la FIG. **177**). De même que dans le *Pteris cretica,* les éléments externes sont disposés en majeure partie suivant le plan équatorial, tandis que les internes sont placés suivant l'axe du fuseau. Les moitiés longitudinales, en général, ne sont point perceptibles. Je n'y ai pas observé de solutions de continuité.

L'anaphase consiste, comme chez les autres espèces, dans la séparation dicentrique des chromosomes-filles, ainsi que j'ai pu m'en convaincre par quelques rares aspects de chromosomes situés à la périphérie de la plaque équatoriale ; les figures en effet sont presque toujours extrêmement confuses, en raison du nombre considérable des éléments.

Dans les couronnes polaires, on reconnaît facilement des chromosomes droits et des chromosomes disposés en crochet, à convexité polaire, FIG. **178**, cette dernière disposition résultant d'une insertion intermédiaire. La structure des éléments paraît tout à fait homogène, l'alvéolisation catachromasique ne semblant pas préluder dès ce moment ; il est vrai qu'il pourrait se produire une diminution de densité de la substance dans la partie axiale du bâtonnet chromosomique sans que cela fut perceptible.

## 2. Espèces se rattachant au type du Blechnum occidentale.

Quelques espèces appartenant aux Marattiacées *(Angiopteris evecta* et *D'Urvilleana, Marattia fraxinea)* et Hyménophyllacées *(Trichomanes radi-*

*cans)* m'ont montré des aspects assez analogues à ceux que j'ai observés dans le *Blechnum occidentale*, mais je dois dire que chez elles la plupart des chromosomes paraissent alvéolisés à la télophase.

Les différentes figures que j'ai reproduites des principaux stades de l'évolution chromosomique pour ces espèces me dispenseront d'une description. On y verra l'alvéolisation catachromasique, FIG. **180**, **181**, **186**, **190**, les bandes du début de l'anachromase, FIG. **182**, **187**, le passage de ces bandes aux filaments en zigzag, FIG. **183**. les filaments en zigzag, FIG. **184**, le début de la division longitudinale, FIG. **185**, **188**. Je ferai remarquer que la division est assez bien apparente durant la fin de l'anachromase, en particulier dans les *Angiopteris* et le *Marattia fraxinea*, FIG. **189**.

L'insertion des chromosomes à la métaphase m'a paru surtout terminale; dans quelques espèces cependant, comme *Angiopteris evecta*, FIG. **234**, *A. D'Urvilleana*, FIG. **235**, certains ont une insertion intermédiaire; dans le *Trichomanes radicans* il y en a peut-être de médianes. Je ne puis toutefois rien affirmer au sujet de cette dernière espèce, car le grand nombre de chromosomes qu'elle présente rend les figures difficilement analysables; on s'en convaincra par l'inspection de la FIG. **179**, qui reproduit un début de tassement polaire. Je n'ai observé qu'un seul exemple de solution de continuité de la substance chromosomique à la métaphase, ceci dans l'*Angiopteris D'Urvilleana*, FIG. **235**.

Chez ces différentes espèces, il est fort possible que tous les chromosomes ne s'alvéolisent pas complètement à la catachromase et même parfois que certains ne présentent aucune alvéolisation (ce dernier fait doit être cependant très rare), qu'il y ait dès lors à l'anachromase des tronçons de bandes alvéolisées, — et même des filaments simples, — mélangés à des bandes complètes et que certains aspects de passage de bandes aux filaments en zigzag avec alvéoles et parties simples remontent à la catachromase. Je n'ai pu en acquérir une preuve certaine, les noyaux étant trop surchargés, mais je serais tout porté à le croire, au moins pour le *Trichomanes radicans*, car il m'a été donné d'y voir quelques aspects catachromasiques fort instructifs, tels ceux des chromosomes *1* et *2* de la FIG. **181**. Une question peut se poser au sujet de leur interprétation : ou bien les parties homogènes n'ont pas subi l'alvéolisation ou bien elles représentent une paroi seulement d'une maille, l'autre ayant disparu. Sans doute cette dernière hypothèse est-elle la plus plausible; on remarquera en effet, dans les autres chromosomes de cette même figure, l'extrême minceur de certaines parois et

on verra de plus que le trajet de ces parties homogènes n'est pas rectiligne, mais bien sinueux. On pourrait donc dire que le stade en zigzag, qui d'habitude est essentiellement propre au processus d'anachromase, se produirait parfois dès l'évolution catachromasique, certaines portions de chromosomes persistant comme telles jusqu'à ce que le phénomène de destruction des bandes devienne général.

Je dois répéter qu'un semblable processus constitue bien une exception, de même que l'alvéolisation des chromosomes du *Polypodium vulgare* ou du *Phyllitis Scolopendrium*; elle a cependant une haute portée, comme je l'indiquerai plus loin.

# DEUXIÈME PARTIE.

## Les caractères de nombre, de dimensions et de groupement des chromosomes.

### CHAPITRE I.

### Le nombre des chromosomes.

#### A. État de la question.

L'évolution du nombre des chromosomes présente un grand intérêt, non pas tant par elle-même que par les conséquences qui en découlent. En effet, la question du nombre peut tout d'abord éclairer celle de la nature des chromosomes, et la constance de ce nombre, que l'on peut considérer comme générale, constitue, ainsi que nous le verrons, un argument sérieux en faveur de la thèse de l'autonomie. D'autre part, elle est importante pour trancher certaines difficultés d'affinités systématiques et apporte en particulier son contingent à la solution des problèmes les plus passionnants de génétique ou d'hybridité.

De même que dans les autres végétaux, le nombre des chromosomes est très différent suivant les espèces de Filicinées, et alors que certaines en ont un chiffre restreint, d'autres peuvent compter parmi les plantes qui en possèdent le plus (1).

Le tableau ci-après contient les noms des Filicinées pour lesquelles divers auteurs ont indiqué le nombre des chromosomes, nombre diploïdique (2). J'avais dressé cette liste en 1914 et n'ai eu guère d'additions à y

(1) Très rarement dans les Phanérogames, le chiffre diploïdique atteint ou dépasse 80. Je citerai : *Carex acuta*, env. 52×2 (Juel, 1900), divers *Magnolia* 40×2 (*sec.* Guignard, 1897) ou env. 50×2 (*sec.* Wefelcheid, 1911), *Nymphea alba*, 48×2 (*sec.* Strasburger, 1900 — ou 32×2, *sec.* Guignard, 1897), *Coriaria myrtifolia* env. 40×2 (Grimm, 1912), *Gentiana procera*, env. 80 (Denniston, 1913), *Leucanthemum (Chrysanthemum) arcticum*, 45×2 (Tahara, 1915b), *L. (Ch.) marginatum*, 45×2 (Tahara, *in* Ishikawa, 1916).

(2) Je ne mentionne pas les nombres que j'ai signalés en 1912 pour les *Pteris multifida*, *Asplenium bulbiferum*, *Adiantum cuneatum* et *Dryopteris Filix-mas* var. *crenata*, ces nombres étant erronés.

apporter depuis cette époque. En 1915, TISCHLER a publié une énumération du même genre, mais elle est loin d'être explicite pour beaucoup de cas (1); une autre liste, mais fort incomplète, a été donnée en 1916 par ISHIKAWA.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Nombres haploïdiques | Auteurs |
|---|---|---|---|
| **Hyménophyllacées :** | | | |
| *Trichomanes trigonum (T. Kaulfussii)* (2) | env. 80 : sporophyte<br>env. 80 : prothalle (aposporique). | | GEORGEVITCH (1910 *a*, *b*) |
| **Cyathéacées :** | | | |
| *Alsophila excelsa* | | env. 60 | GREGORY (1904 *b*) |
| **Polypodiacées :** | | | |
| *Cystopteris fragilis* (3) | 64 | 32 | STEVENS, W. C. (1898) |
| *Onoclea sensibilis* | 60 (probablement 64) | 32 | GREGORY (1904 *a* et *b*) |
| *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri (Lastrea pseudo-mas)* | env. 144 (4) | env. 72 | FARMER et Melle DIGBY (1907) |

(1) Ainsi on y voit :

*Scolopendrium vulgare* 32 (chromosomes).
— var. *crispum Drummondæ* ca. 70—100 »

Un lecteur non averti ne sait pas que les chiffres donnés pour la var. *crispum Drummondæ* correspondent à un nombre diploïdique (la plante étant aposporique et apogame); les chiffres 32 et 70—100 ne se trouvant pas précédés d'un × (notation indiquée par l'auteur lorsqu'il s'agit d'un nombre diploïdique, on pourrait penser que le nombre de la var. *crispum Drummondæ* pourrait être de 140—200, comme il est de 64 dans le *S. vulgare* type.

(2) Les noms des *espèces* figurant dans ce tableau sont ceux admis par C. CHRISTENSEN dans son *Index Filicum* (1906; suppl. 1913); ceux placés entre parenthèses et qui leur sont synonymes ont été employés par les auteurs cités.

(3) Mentionné dans la liste d'ISHIKAWA (1916) sous le nom erroné de *Cystopteris vulgare*.

(4) FARMER et Melle DIGBY (1914) indiquent 144 chromosomes pour l' « *Aspidium Filix-mas (type)* »; il est probable que l'on doit entendre par cette dénomination de « *type* » la var. *Borreri* soit le « *Lastrea pseudo-mas* » étudié déja par ces cytologistes en 1907.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Nombres haploïdiques | Auteurs |
|---|---|---|---|
| *D. F.-m.* subsp. *eu-F.-m.* var. *B.* forma *polydactyla Willsii (L. pseudo-mas* var. *polydactyla* WILLS) | env. 132 : embryon (apogame) (1) | 64 – 66 | FARMER et Melle DIGBY (1907) |
| *D. F.-m.* subsp. *eu-F.-m.* var. *B.* forma *polydactyla Daddsii (L. pseudo-mas* var. *polydactyla* DADDS) | env. 130 : embryon (apogame) | env. 96 | FARMER et Melle DIGBY (1907) |
| *D. F.-m.* subsp. *eu-F.-m.* var. *B.* forma *cristata apospora* (2) (*L. pseudo-mas* var. *cristata apospora)* | | 43 en moyenne (probablement 50) : prothalle (aposporique) | Melle DIGBY (1905) |
| | | 59-64 : prothalle (aposporique) | FARMER et Melle DIGBY (1907) |
| | | 41 en moyenne : embryon (apogame) | Melle DIGBY (1905) |
| | | 59-64 ; 77-80 : embryon (apogame) | FARMER et Melle DIGBY (1907) |
| *D mollis (Nephrodium molle)* | 128 et 132 | 64 et 66 : gamétophyte | YAMANOUCHI (1907 ; 1908 *a* et *b*) |
| | (parfois 130 dans la première division de segmentation de l'œuf) | 64 et 66 ; sporophyte (apogame) | YAMANOUCHI (1908 *b*) |
| | | | YAMANOUCHI (1908 *b*) |
| *D. hirtipes (Nephrodium hirtipes)* | 120——130 | 60-65 | STEIL (1919) |

(1) FARMER, MOORE et Melle DIGBY (1903), puis FARMER et Melle DIGBY (1907) ont montré que chez cette plante, de même que dans le « *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* DADDS » (1907), le nombre diploïdique du sporophyte était rétabli par fusion nucléaire dans le prothalle *(pseudapogamy)*.

(2) Dans sa liste des nombres chromosomiques, TISCHLER (1915) mentionne cette plante sous le nom erroné de « *Dryopteris cristata apospora* ». Le *Dryopteris cristata (Lastrea cristata ; Nephrodium cristatum)* n'a aucun rapport avec le « *Lastrea* (ou « *Nephrodium* ») *pseudo-mas* var. *cristata apospora* » étudié par FARMER et Melle DIGBY.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Nombres haploïdiques | Auteurs |
|---|---|---|---|
| *Polystichum falcatum* | | 60-65 | Melle Allen (1914) |
| | | env. 80 | Winge (1917) |
| *Fadyenia Hookeri (F. prolifera)* | env. 60 (probablement 64) | 32 | Gregory (1904 *a* et *b*) |
| *Athyrium Filix-femina* | 76 80 | 38-40 | Farmer et Melle Digby (1907) |
| *A. F.-f.* forma *clarissima Boltonii* (var. *clarissima* Bolton) | | | |
| | env. 84 : sporophyte | | id. |
| | env. 84 : prothalle (aposporique | | id. |
| | env. 84 : embryon (apogame) | | id. |
| *A. F.-f.* forma *clarissima Jonesii* (var. *clarissima* Jones) | | | id. |
| | env. 90 : prothalle (aposporique) | | |
| | env. 90 : embryon (apogame) | | id. |
| *A. F.-f.* forma (var.) *uncoglomeratum* | env. 100 : prothalle (aposporique) | | id. |
| *Phyllitis Scolopendrium* | | | |
| *(Scolopendrium vulgare)* | 64 | | Stevens, W. C. (1898) |
| | env. 60 (probablement 64) | | Gregory (1904 *a* et *b*) |
| | 64 | | Farmer et Melle Digby (1907) |
| *Ph. S.* forma *crispum Drummondæ (Scol. vulgare* var. *crispum Drummondæ)* | 70-75 : noyaux du prothalle (aposporique) | | id. |
| | 80-83 : noyaux de l'archégone | | id. |
| | 70-82 : noyaux de l'anthéridie | | id. |
| | 95-105 et env. 80 : embryon (apogame) | | id. |
| *Phyllitis Scolopendrium* × *Ceterach officinarum (Scol. vulgare* × *Asplenium Ceterach)* | env. 60 (probablement 64) | 32 | Gregory (1904 *a* et *b*) |

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Nombres haploïdiques | Auteurs |
|---|---|---|---|
| *Asplenium marinum* (1) | env. 60 (probablement 64) | 32 | GREGORY (1904 *a* et *b*) |
| ? *Adiantopsis capensis (Davallia capense)* (2) | env. 60 (probablement 64) | 32 | id |
| *Adiantum cuneatum* | 120-130 | env. 60 | CALKINS (1897) |
| *Pteris tremula* | 120-130 | env. 60 | id |
| | env. 60 (probablement 64) | 32 | GREGORY (1904 *b*) |
| *Pteridium aquilinum (Pteris aquilina)* | 64 | 32 | STEVENS, W. C. (1898) |
| *Polypodium aureum* | | env. 34-36 | FARMER et Melle DIGBY (1910) |
| *P. vulgare* | | env. 90 | id. |
| *P. v.* forma *cornubiense* (*P. v.* var. *elegantissimum)* | | env. 90. | id. |
| × *P. Schneideri* | | 95-105 | id. |
| **Parkériacées :** | | | |
| *Ceratopteris thalictroides* | | env. 120 130 | YABE et YASUI (1913) sec. ISHIKAWA (1916) |
| **Osmundacées :** | | | |
| *Osmunda regalis* | | 12 : sporocyte | STRASBURGER (1894 *a* et *b*) |
| | | 12 : prothalle | id. |
| | | 22 : sporocyte | GUIGNARD (1899 *a* et *b*); STRASBURGER (1900) |
| | | ± 12 : sporocyte | W. SMITH (1900) |
| | | 12; 16 et plus : prothalle | STRASBURGER (1900) |
| *O. regalis* var. *palustris* forma *aurea* (*O. palustris* var. *aurea)* | | 22 | Melle DIGBY (1919) |
| *O. cinnamomea* | | 22 | YAMANOUCHI (1910) (3) |

(1) Mentionné dans la liste d'ISHIKAWA (1916) sous le nom erroné d'*Aspidium marinum*.

(2) Le « *Davallia capense* » de GREGORY, nom dont il n'est pas fait mention dans l'*Index* si complet de C. CHRISTENSEN, est sans doute synonyme, m'écrivait le Dr CHRIST, de l'*Adiantopsis capensis* FEE (*Hypolepis capensis* HOOK).

(3) C'est tout à fait à tort que Melle PACE (1910) écrit que les Osmundacées possèdent 10 chromosomes dans la cellule-mère des spores, d'après SMITH, STRASBURGER et YAMANOUCHI.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Nombres haploïdiques | Auteurs |
|---|---|---|---|
| **Salviniacées :** | | | |
| *Salvinia natans* | 8 | 4 | ARNOLDI (1909) |
| | 16 | 8 | Melle YASUI (1911); KUNDT (1911) |
| **Marsiléacées :** | | | |
| *Marsilea Drummondii* | 32 | 16 | STRASBURGER (1907) |
| *M. elata* | 32 | 16 | id. |
| *M. hirsuta* | 32 | 16 | id. |
| *M. macra* | 32 | 16 | id. |
| *M. nardu* | 32 | 16 | id |
| *M. quadrifolia* | 32 | 16 | id. |
| *M. vestita* | 32 | 16 | id. |
| **Ophioglossacées :** | | | |
| *Ophioglossum reticulatum* | | Nombre ne dépassant pas 100, mais ne devant pas atteindre probablement 120 | BURLINGAME (1907) |
| *Helminthostachys zeylanica* (1) | | Entre 40 et 60 | BEER (1906*a*) |

A la lecture de ce tableau, ce qui attire immédiatement l'attention ce sont les chiffres différents donnés pour une même espèce par divers auteurs, en particulier pour les *Polystichum falcatum*, *Pteris tremula*, *Osmunda regalis* et *Salvinia natans*. Doit-on interpréter ces divergences soit comme résultant d'une variabilité normale, soit comme dues à des erreurs de numérations ou à des anomalies?

La thèse de la variabilité du nombre des chromosomes a été en particulier soutenue, en ce qui concerne les Filicinées, par STRASBURGER, SMITH et surtout par FARMER et Mlle DIGBY (1907).

STRASBURGER (1900), en étudiant l'*Osmunda regalis*, a indiqué un nombre haploïdique de 22 dans les sporocytes, ceci d'accord avec GUIGNARD ($1899^A$ et $1899^B$), le chiffres de 12 qu'il avait donné en ($1894^A$ et $1894^B$) étant erroné, ainsi qu'il l a reconnu lui-même. Fait des plus singuliers, il a trouvé dans le prothalle 12, quelquefois 16 chromosomes et même davantage; il conclut dès lors à une variation.

(1) Par suite d'un lapsus, TISCHLER (1915) mentionne cette espèce sous le nom d'*H. ceylanica*.

Pour SMITH (1900), cette même plante offre des nombres variables. A la fin de la prophase hétérotypique, il constate 14, 15, 16 ou 20 « masses chromatiques séparées », ce qu'il considère comme une désunion de quelques paires de chromosomes, état transitoire, puisqu'il en voit à la métaphase 11 manifestement doubles sur 12. Il en compte 12 également à l'anaphase. Il ajoute cependant qu'il n'est pas du tout certain que le nombre des chromosomes à la plaque équatoriale soit si constant que le voudraient les théories de la division nucléaire généralement acceptées. La contradiction entre les constatations de STRASBURGER et GUIGNARD, d'une part, et de SMITH, d'autre part, est au moins étrange, ce même nombre de 12 ayant été reconnu inexact par le premier auteur. Nous verrons tout à l'heure ce qu'il faut penser de ces divergences.

FARMER et Melle DIGBY (1907) ont noté des variations pour un certain nombre de formes apogames. Ils considèrent qu'elles ne sont pas dues entièrement à des erreurs de numération, mais doivent réellement correspondre aux fluctuations que présente le nombre chromosomique des différents noyaux. Ainsi dans ceux de l'embryon du *Phyllitis Scolopendrium (Scolopendrium vulgare)* forma *crispum Drummondæ*, ils ont trouvé, la plupart du temps, entre 95 et 105 chromosomes, mais deux fois environ 80; chez une même plante, les noyaux prothalliens montreraient entre 70 et 75 chromosomes, les noyaux archégoniaux de 80 à 83, les noyaux anthéridiaux de 70 à 82. Le cycle évolutif de cette forme ne comporterait pas de réduction chromatique, mais il semblerait que le sporophyte ait un nombre plus considérable de chromosomes que le gamétophyte. Dans l'embryon du *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* forma *cristata apospora (Lastrea pseudo-mas* var. *cristata apospora)*, tandis que quelques noyaux présenteraient entre 59 et 64 chromosomes, d'autres en auraient entre 77 et 80.

D'après ces cytologistes, les *Polypodium* offriraient également des variations. Pour le *P. vulgare* (1910), ils indiquent un nombre haploïdique d'environ 90, « ou peut-être quelquefois moins ». Dans le × *P. Schneideri*, ce nombre est variable, prétendent-ils, et ordinairement oscille entre 95 et 105, mais il n'atteint pas dans la majorité des cas 124, comme il le devrait s'il représentait la somme apportée par les parents.

YAMANOUCHI (1907, 1908 , 1908 , 1908[C]), dans le *Dryopteris mollis*, a trouvé constamment deux nombres différents de chromosomes : 128 et 132 pour le sporophyte, 64 et 66 pour le gamétophyte, ces derniers nombres aussi bien dans les prothalles apogames. Lors de la première division de segmentation de l'œuf, il a noté parfois (1908[B]) 130 chromosomes.

Au point de vue général, cette assertion sur la variabilité du nombre des chromosomes chez une même espèce a son principal défenseur en Della Valle. Son important mémoire de 1909 donne un relevé des cas mentionnés à ce sujet dans les divers écrits zoologiques et botaniques. Il en conclut que ces cas sont beaucoup plus nombreux que ceux que l'on pourrait invoquer pour établir la loi de constance du nombre, loi sans fondements, dit-il, qui n'a été formulée qu'à la suite de numérations approximatives et peu nombreuses.

Della Valle a étudié les cellules de l'endothélium de Salamandre et a relevé une assez grande variation. Ainsi sur 40 numérations, il a obtenu :

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre des chromosomes : | 19 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 |
| Nombre des cinèses : | 1 | 1 | 1 | 6 | 16 | 12 | 2 | 1 |

En mettant de côté 15 numérations qui ne lui paraissaient pas rigoureusement exactes, il restait :

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre des chromosomes : | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 |
| Nombre des cinèses : | 1 | 1 | 3 | 10 | 8 | 2 |

De semblables faits montrent, dit Della Valle, que c'est la variation du nombre et non la constance qui est probablement la loi générale des cinèses de tous les organismes, et ses propres observations viendraient concorder avec les données fournies par les auteurs. L'hypothèse de l'individualité des chromosomes, ajoute-t-il, a été fondée principalement sur la loi de constance, or ce fait n'est pas du tout démontré. « Les chromosomes doivent être considérés comme une organisation temporaire et variable de la chromatine qui se forme à la prophase et se redissout à la télophase ». Le nombre des chromosomes, d'après le cytologiste italien, est sous la dépendance des conditions physico-chimiques, et comme en général celui des particules d'une phase dispersée, il n'est constant que pour des conditions déterminées et varie avec les changements que peut subir le système. Les chromosomes dès lors ne seraient point des individualités permanentes; à chaque nouvelle cinèse, ils se reconstitueraient, mais non pas nécessairement aux dépens des mêmes éléments chromatiques.

Baccarini (1908), d'après des recherches sur le *Cynomorium coccineum*, où il a trouvé de 16 à 28 chromosomes diploïdiques, prétend que la constance numérique des chromosomes ne serait pas essentielle, mais seulement relative; les granules chromatiques que l'on observe dans les noyaux quiescents seraient seuls des unités élémentaires, les chromosomes ne représentant que des agrégats d'ordre supérieur.

Quant à la thèse de la constance du nombre des chromosomes, indépendamment de beaucoup d'auteurs qui n'ont observé aucune variation à cet égard dans les végétaux ou animaux, je citerais entre autres, comme l'ayant déduit de nombreuses et minutieuses observations qu'ils ont faites, Mlle Lutz (1912) pour les *Œnothera*, de Smet (1914) pour le *Crepis virens*, ainsi que Mlle Terby dans des recherches encore inédites sur le *Butomus umbellatus*.

## B. Observations personnelles.

Je dois d'abord faire observer que la numération des chromosomes somatiques des Filicinées n'est pas chose aisée, — je pourrais même en dire autant des cinèses maturatives, — puisque la plupart des espèces en possèdent un nombre très élevé et que dans d'autres, où ce nombre est plus faible, les chromosomes sont ordinairement longs, recourbés et disposés suivant l'axe du fuseau, ce qui rend ainsi les figures très embrouillées.

Cette difficulté avait été éprouvée depuis longtemps déjà par les cytologistes. Overton ne disait-il pas en 1893 : « dans les Ptéridophytes, quoique les noyaux soient assez gros, le nombre des chromosomes, dans les formes examinées jusqu'ici, est si grand qu'il est souvent presque impossible d'en faire même une numération approximative ».

Il y a à tenir compte aussi du stade exact où est faite la numération; il faut être parfois prudent et, dans des métaphases avancées, ne pas considérer comme éléments entiers des chromosomes-filles.

Les chromosomes forment, en général, à la métaphase, moment de beaucoup le plus favorable pour effectuer la numération, ceci dans les figures vues du pôle, un assemblage souvent fort complexe. Chez beaucoup d'espèces, les constituants externes sont toujours très clairs, mais le centre est autrement difficile à inventorier. Dans cette dernière région, les chromosomes sont dirigés suivant les fibres ou lamelles fusoriales et on n'aperçoit là de leur trajet que de petites portions qui remontent ou s'enfoncent fortement dans le champ; en ce cas, par exemple dans les *Dennstædtia cornuta*, *Adiantum cuneatum*, *Pteris*, lorsque les chromosomes centraux n'ont pas une partie notable couchée dans le plan équatorial et que leurs extrémités distales sont toutes sensiblement à une même hauteur, l'évaluation du nombre est relativement simple, car on n'a qu'à compter, en plus des éléments de la couronne externe, les extrémités montantes au plan supérieur de la figure et les extrémités descendantes au plan inférieur (cf. fig. **198** *a*, *b*, *c*, **205** *a*, *b*, *c*, **211** *a*, *b*, *c*, **212** *a*, *b*, *c*, **214** *a*, *b*, *c*); chez certaines autres espèces, les chro-

mosomes centraux sont plus ou moins couchés dans le plan équatorial et se redressent à des hauteurs diverses, la méthode précédente ne peut être appliquée et il est pour ainsi dire impossible d'arriver à dénombrer ces chromosomes, surtout s'il y en a beaucoup, comme dans le *Polypodium vulgare* ou le × *P. Schneideri*. Je dois ajouter qu'il est toujours préférable pour une numération de choisir les cellules du dermatogène ou celles des couches externes du périblème, les chromosomes y étant moins resserrés en raison du plus grand espace dont ils disposent.

J'ai évalué le nombre diploïdiqne d'après celui des chromosomes rangés à l'équateur, contrairement aux assertions de DEHORNE (1911), qui prétend que ce nombre doit correspondre à la moitié de ceux-ci. Il n'est pas douteux que cette interprétation est inexacte, puisque nous avons vu que ce ne sont pas les chromosomes entiers de la métaphase qui remontent vers les pôles, mais bien les moitiés longitudinales dont ils sont constitués.

Le tableau suivant renferme le résultat de mes recherches concernant un certain nombre des espèces dont j'ai étudié l'évolution chromosomique. Toutefois je ferai remarquer que la majorité de ces chiffres ne sont qu'approximatifs, malgré le soin minutieux que j'ai apporté à mes numérations, et cela pour les raisons mentionnées plus haut, raisons sur lesquelles il me paraît inutile de revenir. Les dessins que je donne à ce sujet sont aussi rigoureusement exacts que faire se peut et n'ont absolument rien de fantaisiste.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Numéros des figures du mémoire |
|---|---|---|
| **Hyménophyllacées :** | | |
| *Hymenophyllum tunbridgense* | 24 (probablement) | FIG. **191** et **192** |
| **Cyathéacées :** | | |
| *Alsophila excelsa* | 138 env. | FIG. **193** |
| **Polypodiacées** (1) **:** | | |
| *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata* | 130 env. | FIG. **194** |

(1) Je n'ai pas compris dans cette liste certaines espèces de cette famille dont je n'ai pu compter les chromosomes que d'une façon trop approximative; voici toutefois quelques données relatives à ces plantes :

*Dryopteris setigera* : nombre ne paraissant pas inférieur à 90 chromosomes.

*Nephrolepis exaltata* : nombre ne paraissant pas inférieur à 82 chromosomes (les formes *Piersonii* et *Whitmanii* semblent ne pas avoir un chiffre différent de celui du type).

*Blechnum occidentale* : nombre ne paraissant pas inférieur à 100 chromosomes.

*Adiantum hispidulum* : nombre ne paraissant pas inférieur à 120 chromosomes.

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Numéros des figures du mémoire |
|---|---|---|
| *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* | 130 env. | FIG. **195** |
| *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga* | 130 env. | FIG. **196** |
| *Oleandra articulata* | 144 env. | |
| *Saccoloma domingense* | 90 env. | FIG. **197** |
| *Dennstædtia cornuta* | 92 env. | FIG. **198** *a*, *b*, *c* |
| *Phyllitis Scolopendrium* | 64 env. | FIG. **199** |
| — — forma *crispum* | 64 env. | FIG. **200** |
| — — forma *ramo-marginatum* | 64 env. | FIG. **201** |
| *Asplenium Adiantum nigrum* subsp. *nigrum* var. *argutum* | 124 env. | FIG. **202** |
| *Woodwardia radicans* | 64 env. | FIG. **203** |
| *Adiantum capillus-Veneris* | 62 env. | FIG. **204** |
| — *cuneatum* | 114 env. | FIG. **205** *a*, *b*, *c* |
| *Pteris cretica* | 60 env. | FIG. **206 - 209** |
| — — var. *Ouvrardii* | 120 env. | FIG. **210** |
| — — var. *albo-lineata* | 80 env. | FIG. **211** *a*, *b*, *c* |
| — *multifida* | 110 env. | FIG. **212** *a*, *b*, *c* |
| — *dentata* | 64 env. | FIG. **213** |
| — *tremula* | 190 env. | FIG. **214** *a*, *b*, *c* |
| *Polypodium aureum* | 72 env. | FIG. **215** |
| **Parkériacées :** | | |
| *Ceratopteris thalictroides* | 140 env. | FIG. **216** |
| **Schizéacées :** | | |
| *Lygodium japonicum* | 90 env. | FIG. **217** |
| **Osmundacées :** | | |
| *Leptopteris superba* | 42 env. | FIG. **218** |

| ESPÈCES ÉTUDIÉES | Nombres diploïdiques | Numéros des figures du mémoire |
|---|---|---|
| *Osmunda cinnamomea* | 44 | FIG. **219** |
| — *regalis* (var. *obtusiuscula* et var. *Plumieri*) | 44 | FIG. **221** et **222** (var. *Plumieri*) |
| **Salviniacées :** | | |
| *Azolla caroliniana* | 48 | FIG. **223** et **224** |
| *Salvinia auriculata* | 64 | FIG. **225** et **226** |
| — *natans* | 48 env. | |
| **Marsiléacées :** | | |
| *Marsilea quadrifolia* | 32 | FIG. **227** |
| *Pilularia globulifera* | 26 | FIG. **228—233** |
| **Marattiacées :** | | |
| *Angiopteris evecta* | 80 env. | FIG **234** |
| — *D'Urvilleana* | 80 env. | FIG. **235** |
| *Marattia fraxinea* | 72 env. | FIG. **236** |

Quelques espèces appellent des remarques.

### Hymenophyllum tunbridgense.

La FIG. **191** montre une métaphase, vue du pôle, d'une cellule périblématique appartenant au sommet du rhizome. Cette cellule étant petite, les chromosomes y sont assez tassés; malgré cela le chiffre de 24 chromosomes que j'y ai trouvé me paraît probable. En effet, la figure que j'ai dessinée ne contient aucun fragment de chromosomes; d'autre part, la coupe qui la précède, FIG. **191***b*, présente trois petits fragments, celle qui la suit, FIG. **191***c*, un seul et il est évident que ces fragments se rattachent aux chromosomes de la FIG. **191**.

La FIG. **192** semble beaucoup plus claire, car elle appartient à une large cellule apicale d'une feuille. Cependant la numération en est fort délicate, car il y a des fragments dans le plan équatorial. La coupe qui la précède, FIG. **192***b*, contient trois petits tronçons et un bien plus long; la coupe qui la suit, FIG. **192** *c*, en renferme six. Toutefois ces fragments ne constituent pas des chromosomes entiers. On remarquera, entre parenthèses, dans la FIG. **192**, à gauche, une déchirure dans le cytoplasme ayant entraîné

l'arrachement de la portion *a* et de la portion *a'* d'un chromosome, arrachement qui s'est produit sans doute au niveau d'une solution de continuité de ce chromosome. En rattachant deux autres fragments qui se trouvent dans le plan équatorial avec d'autres des coupes précédentes et suivantes, on arrive au chiffre de 24.

### Alsophila excelsa.

J'ai compté dans une figure particulièrement claire environ 138 chromosomes, FIG. **193**. Ce chiffre est légèrement supérieur à celui que l'on peut déduire des indications de GREGORY, 1904[B]; il est vrai que l'auteur anglais est peu affirmatif : « *In Alsophila (excelsa)*, dit-il, *the number of chromosomes is larger, the reduced number apparently being about 60* ».

### Dryopteris Filix-mas subsp. eu-Filix-mas; D. spinulosa subsp. dilatata et × D. subalpina.

La numération des chromosomes de ces divers *Dryopteris* présente de très grandes difficultés et la plupart du temps la partie centrale des plaques métaphasiques est absolument inanalysable. Je suis arrivé à compter un chiffre approximatif de 130 pour les *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*, FIG. **194**, et var. *Borreri*, FIG. **195**, de même pour le *D. spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*, FIG. **196**. Quand à l'hybride × *D. subalpina*, les figures que j'ai rencontrées dans mon matériel ne m'ont pas permis une évaluation suffisamment précise du nombre chromosomique, mais tout porte à croire qu'il est aussi d'environ 130 $(\frac{130}{2} + \frac{130}{2})$.

Il est à remarquer que ce nombre de 130 est approximativement celui qui a été déjà donné pour divers *Dryopteris;* toutefois FARMER et Melle DIGBY mentionnent pour le « *Lastrea pseudo-mas* » un chiffre de 144. On a l'habitude de considérer cette plante comme un synonyme de la var. *Borreri*; il est possible toutefois que les ptéridophiles anglais comprennent sous la dénomination de *pseudo-mas* d'autres formes que la var. *Borreri* classique (en particulier des formes horticoles).

### Phyllitis Scolopendrium.

Le nombre de 64 chromosomes que j'ai trouvé dans le *Phyllitis Scolopendrium* type, FIG. **199**, concorde avec les données de STEVENS, GREGORY, FARMER et Melle DIGBY, et ce nombre est identique à celui que m'ont offert les formes *crispum*, FIG. **200**, et *ramo-marginatum*, FIG. **201**.

### Adiantum capillus-Veneris.

Dans cette espèce, le nombre des chromosomes doit être au minimum de 62, au maximum 64. La FIG. **204** reproduisant la plus claire des vues métaphasiques que j'ai pu observer montre en effet 62 chromosomes certains, mais on y remarque en α et β deux petits éléments à propos desquels subsiste un léger doute; je pense toutefois qu'ils correspondent, non à des chromosomes complets, mais à des fragments de chromosomes, car ils sont tout entier dans un plan différent du plan équatorial et ne remontent ni ne descendent, en sorte qu'ils ne touchent pas l'équateur.

### Adiantum cuneatum (1).

Cet *Adiantum* possède environ 114 chromosomes, FIG. **205** *a*, *b*, *c*, chiffre inférieur à celui donné par CALKINS (1897) : entre 120 et 130.

### Pteris cretica et variétés.

J'ai étudié d'abord des exemplaires appartenant à la forme typique, les uns cultivés, les autres sauvages, ces derniers de provenance d'Erbalunga (Corse).

Chez ces diverses plantes, le nombre chromosomique paraît être de 60, FIG. **206—209**.

Dans le var. *Ouvrardii*, variété horticole (2), dont l'origine m'est inconnue, j'ai trouvé 120 chromosomes, FIG. **210**. Cette variété est, sans nul doute, une race didiploïdique du *P. cretica* normal. C'est, je pense, le premier exemple authentique d'une race didiploïdique chez les Ptéridophytes (analogue aux *Œnothera Lamarckiana* var. *gigas*, × *Primula Kewensis* forme fertile, *P. sinensis* var. *gigas*).

Les chromosomes du *P. cretica* var. *Ouvrardii* paraissent d'un calibre sensiblement identique à ceux du type.

Une deuxième variété de *P. cretica*, le var. *albo-lineata*, très répandue dans les cultures, m'a fourni un nombre d'environ 80 chromosomes, FIG. **211** *a*, *b*, *c*.

(1) Les exemplaires que j'ai étudiés correspondent exactement au n° 7 des *Filices austro-brasilienses*, lequel a été déterminé par le Prof. ROSENSTOCK.

(2) Elle se distingue du type par ses proportions beaucoup plus fortes; ses frondes, rigides, atteignent jusqu'à 80 cm. du haut; les segments inférieurs sont bipinnatiséqués dès la base et leurs lobes mesurent 1,5— 2 cm. de large sur 20—30 cm. de long.

### Pteris tremula.

L'étude d'un exemplaire horticole m'a montré un nombre de chromosomes fort élevé, que je puis cependant avec assez de sûreté évaluer à environ 190, FIG. **214** *a*, *b*, *c*. On sait que CALKINS a donné pour cette espèce le chiffre de 120 à 130 chromosomes diploïdiques et GREGORY celui de 60 environ. Nous sommes donc en présence de trois nombres très différents ; ne voulant pas mettre en doute les résultats de ces cytologistes, je suis assez porté à croire qu'il existe plusieurs races de ce *Pteris*, l'une à 64 chromosomes, l'autre à 128, enfin une troisième à 192. Cette dernière constituerait une race tridiploïdique. La plante que j'ai examinée, dois-je ajouter, ne diffère pas morphologiquement des *Pteris tremula* vulgairement cultivés. L'étude de la plante sauvage ainsi que de nouvelles recherches seraient nécessaires pour élucider la question de ces très curieuses races cytologiques.

### Ceratopteris thalictroides.

Le nombre exact des chromosomes de cette espèce est fort difficile à apprécier par suite de la présence d'éléments à insertion intermédiaire (et peut-être médiane) ; il ne doit pas cependant être inférieur à 140 et supérieur à 146, FIG. **216**, chiffre presque de moitié moindre que ceux indiqués par ISHIKAWA (1916), — $n$ = de 120 à 130, d'après YABE et YASUI (1913). En me référant au mémoire de YABE et YASUI, j'ai trouvé deux dessins dont l'un, fig. 21, représente une métaphase hétérotypique vue du pôle, où l'on peut compter au maximum 58 chromosomes, et l'autre, fig. 26 (à la partie droite), une métaphase homéotypique vue du pôle, où sont représentés environ 68 chromosomes.

En s'en tenant à ces deux figures (dans lesquelles manquent sans doute quelques éléments), le chiffre donné par ISHIKAWA paraît tout à fait erroné; il est possible que ce cytologiste ait indiqué par erreur les chiffres relatifs au *Ceratopteris* dans la colonne des valeurs haploïdiques, au lieu de les faire figurer dans celle des valeurs diploïdiques. Dans le tiré à part que j'ai eu entre les mains, des erreurs de ce genre avaient été corrigées par l'auteur.

### Leptopteris superba.

Une vue polaire métaphasique, bien claire, m'a permis de compter 42 chromosomes, FIG. **218** ; je n'ai pu contrôler ce chiffre sur d'autres figures, car toutes celles que j'ai examinées étaient fort embrouillées. Je ne donne donc ce chiffre de 42 que sous toutes réserves.

### Osmunda regalis.

Par suite du désaccord existant entre les divers auteurs sur le nombre des chromosomes de cette espèce et la présomption suivant certains, comme je le signalais au début de ce chapitre, d'une *variation très notable* de ce nombre, il m'a paru utile, concurremment à la numération diploïdique, de reprendre la numération haploïdique, celle-ci pouvant donner des résultats plus précis.

En présence du grand écart offert par les chiffres publiés jusque-là, je songeais à la possibilité de l'existence, dans la forme typique de l'espèce, de deux races caractérisées par des nombres différant du simple au double, l'une ayant 44 chromosomes diploïdiques et 22 chromosomes haploïdiques, l'autre 22 ou 24 et 11 ou 12. Cela me semblait assez vraisemblable, puisque chez le *Pteris cretica* il existe, par exemple, une race didiploïdique.

Pour la numération des chromosomes somatiques, j'ai pris d'abord la forme typique de l'espèce, le var. *obtusiuscula* Milde, caractérisée par ses segments oblongs, plus ou moins arrondis au sommet et non ou très obscurément serrulés à la marge, puis une race méridionale, le var. *Plumieri* (Tausch.) Milde, dont les segments sont allongés, atténués en pointe et distinctement serrulés. Voici les résultats des numérations que j'ai effectuées :

1° var. *obtusiuscula* (exemplaires de culture, de provenance inconnue) :

Plusieurs vues polaires métaphasiques m'ont permis de compter 44 chromosomes.

2° var. *Plumieri* (exemplaires de Corse, vallée de l'Orta près Corte) :

Deux vues polaires métaphasiques, fig. **221** et **222**, m'ont donné également le chiffre de 44.

Je dois faire observer que si parfois un premier examen ne paraît pas suffisamment probant, une étude minutieuse des figures montre que le nombre de 44 est tout à fait exact. Dans la fig. **221**, on remarquera que le chromosome 1 est formé de deux tronçons, par suite d'un arrachement qui s'est produit au niveau d'une scission transversale, l'extrémité distale du tronçon inférieur et l'extrémité proximale du supérieur se montrant comme coupées avec un rasoir.

Quant aux chromosomes maturatifs, j'ai étudié tout d'abord un *Osmunda* (var. *obtusiuscula)* du jardin botanique de Louvain (1). Plusieurs

(1) Cette plante provenait des bois d'Aerschot, au N. E. de Louvain.

vues polaires métaphasiques, particulièrement claires, des sporocytes de cette plante m'ont permis d'y constater indubitablement 22 chromosomes. La FIG. **220** reproduit une de ces vues. A la diacinèse, j'ai compté également 22 et ceci dans six noyaux. Mais je dois faire remarquer qu'à ce stade il est nécessaire d'apporter un grand soin à la numération, car *même dans des coupes d'une épaisseur de huit microns, on ne trouve jamais des figures entières; il est nécessaire alors de rechercher les autres parties du noyau dans les coupes précédentes et suivantes*, ce qui est parfois assez délicat.

Je dois à l'extrême amabilité du Prof. WILSON SMITH d'avoir pu examiner quelques-unes de ses préparations, appartenant aussi à la var. *obtusiuscula*. De leur étude, j'ai été amené à tirer les conclusions suivantes, à savoir : 1° que le nombre des chromosomes, à la *métaphase*, est *toujours supérieur à 12*, contrairement à ce que Mr SMITH avance (1900); 2° que dans les cas où il est possible d'apprécier le nombre à une unité près, il m'a bien semblé qu'il y en avait 22. Rien ne m'a fait présumer que ce nombre varie, mais je dois dire qu'il est souvent *matériellement impossible*, au moins dans les préparations que j'ai eu sous les yeux et qui proviennent d'objets fixés à la solution faible de FLEMMING, d'effectuer dans toutes les figures une numération exacte. Les chromosomes se montrent fluents (je n'en ai pas vu toutefois qui le soient au même degré que les éléments des fig. 10 ou 14 de son mémoire) et on ne peut être certain que tel groupe donné, semblant, par exemple, composé de quatre chromosomes, n'en renferme pas en réalité cinq ou six. L'erreur de Mr SMITH provient justement d'avoir considéré comme chromosomes uniques des masses formées de plusieurs. C'est ce qu'indique la fig. 8 de son mémoire, figure que l'on pourra comparer avec le dessin que j'ai fait d'une plaque équatoriale, FIG. **220**. D'autre part cette figure 8 renferme-t-elle bien tous les chromosomes?

Mr SMITH pensait, m'écrivait-il, que le nombre variait dans les environs de 12, parfois plus, parfois moins. Je n'ai pu arriver à établir, ainsi que je le disais, la réalité d'une variation. Une telle assertion me paraît avoir été formulée d'après l'examen de noyaux incomplets, appartenant aux derniers stades de la prophase; or en considérant comme complets des noyaux qui, en réalité, ne le sont pas, le nombre des chromosomes semble de la sorte variable. Le savant cytologiste de Toronto constatait, je l'indiquais au début de ce chapitre, 14, 15, 16 ou 20 masses chromatiques séparées, fait qu'il interprétait comme une désunion de quelques paires chromosomiques. Cette explication est fort peu plausible,

car toujours les deux branches dont est constitué chaque chromosome diacinétique restent associées et ce n'est qu'à l'anaphase que se produit leur séparation. Je n'ai pas trouvé dans les préparations que m'a envoyées M. Smith de figures relatives à la fin de la prophase clairement analysables pour une numération exacte, cependant je n'ai pu observer aucune désunion des branches des chromosomes, ceux-ci se montrant réellement doubles jusqu'à la métaphase.

Il me semble donc incontestable que l'*Osmunda regalis*, tout au moins la var. *obtusiuscula*, possède 22 chromosomes haploïdiques et 44 chromosomes diploïdiques, — de même du reste que l'*O. cinnamomea* (fig. **219**); — ainsi se trouve réduite à néant l'hypothèse que j'avais d'abord envisagée, celle de l'existence de deux races possédant un nombre chromosomique différent. Je n'ai pas eu à ma disposition de matériel propice pour faire la numération des chromosomes maturatifs de la race *Plumieri*, mais il y a tout lieu de croire, étant données les numérations que j'ai effectuées dans la racine, que leur nombre est également de 22 (1).

### Pilularia globulifera.

La numération des deux premières plaques équatoriales de cette espèce que j'ai examinées m'a amené à évaluer à 26 le nombre des chromosomes, mais sans une certitude absolue, non seulement en raison de leur embrouillement, mais encore parce que certains d'entre eux, bien que paraissant uniques, étaient coudés à angle assez aigu. J'ai donc cru nécessaire d'examiner un bon nombre d'autres plaques, d'autant plus que le chiffre de 26 chromosomes est très rare dans la série végétale (2). Pour ce qui est des éléments coudés dont je parlais à l'instant, j'ai acquis la conviction qu'ils n'étaient certainement pas formés de deux chromosomes, mais bien d'un seul, puisque j'ai trouvé à l'anaphase certains chromo-

(1) Mlle Digby (1919) a mentionné chez l'*Osmunda* « *palustris* var. *aurea* » l'existence de 20 chromosomes haploïdiques. Bien que pour la majorité des ptéridologistes (Milde, Christ, Christensen, etc.) l'*O. palustris* Schrad. ne soit pas une espèce distincte, mais une race de l'*O. regalis*, il y aurait lieu de lui attribuer une valeur assez importante, puisqu'elle différerait encore du type par le nombre de ses chromosomes; quant à la variété *aurea*, ce n'est qu'une simple forme obtenue par MM. May, horticulteurs anglais.

(2) Il n'a encore été signalé avec certitude que dans les *Bulbine annua* (Clemens Müller, 1912), *Calopogon pulchellus*, $n = 13$ (Mlle Pace, 1909), *Epacris impressa*, $n = 13$ (Samuelsson, 1913) et *Erigeron annuus* (Tahara, 1915a). Dans le *Smilax herbacea*, Elkins (1914) indique un nombre haploïdique de 12 ou 13 et dans le *Tricyrtis hirta*, Ishikawa (1916) mentionne « 13, souvent 12 ».

somes disposés en V à branches inégales, fait qui indique une insertion métaphasique intermédiaire.

Parmi les 24 autres métaphases de *Pilularia* que j'ai alors étudiées, j'ai pu trouver plusieurs figures extrêmement claires, dans lesquelles il n'était pas possible d'hésiter sur le nombre des chromosomes, qui est réellement de 26, FIG. **228-233**. Dans les plaques difficilement analysables, tout au moins pour certains éléments, je n'ai rien observé me permettant de supposer qu'il y ait plus ou moins de 26 chromosomes.

### Salvinia natans.

Les nombreuses figures de métaphase vues du pôle que j'ai observées dans les jeunes feuilles de cette espèce se sont montrées extrêmement embrouillées et pour ainsi dire impossible à analyser d'une façon tout à fait précise : comme je l'ai déjà indiqué, les chromosomes sont fort tassés et presque tous recourbés, de telle sorte que la plupart du temps on ne peut se rendre compte où finit un élément et où commence un autre; la difficulté d'établir une numération exacte se trouve encore accrue du fait que les chromosomes sont fréquemment reliés entre eux par des anastomoses.

Dans une plaque métaphasique un peu plus claire que les autres, j'ai pu compter environ 48 chromosomes. Ce nombre qui, en tout cas, représente un minimum, ne doit pas être très loin de la réalité.

Cette observation, bien qu'imprécise, me paraît du plus haut intérêt. ARNOLDI (1909), en effet, a indiqué pour ce même *Salvinia natans* 4 comme nombre haploïdique et 8 comme nombre diploïdique, tandis que KUNDT (1911) ainsi que Mlle YASUI (1911) mentionnent des chiffres doubles de ceux-là (8 et 16).

Le *Salvinia natans* comprendrait donc trois races caractérisées par des nombres chromosomiques différents. A ce que je sache, aucune variété morphologique n'a été décrite dans cette espèce; les exemplaires que j'ai étudiés sont tout à fait semblables aux nombreux échantillons d'herbier qu'il m'a été donné d'examiner et provenant de France, d'Italie, d'Allemagne. Peut-être cette plante, qui n'a pas évolué dans ses caractères externes, a-t-elle subi, au contraire, une évolution plus intime, marquée en particulier par une modification dans le nombre de ses chromosomes. Je dois ajouter, — bien que je ne doute pas de la véracité des dires des cytologistes qui ont étudié avant moi le *Salvinia natans*, — qu'il me paraît nécessaire de poursuivre des recherches sur un matériel très abondant de cette espèce, provenant

des localités les plus diverses, pour être à même d'examiner d'après des faits indiscutables l'hypothèse que j'énonce aujourd'hui ; d'autre part, l'attention pourrait être portée sur des caractères particuliers, soit des feuilles, soit du sporocarpe, caractères peu sensibles qui auraient pu échapper aux botanistes descripteurs et qui seraient corrélatifs d'un type cytologique (1).

## CHAPITRE II.

## Les dimensions des chromosomes.

### A. État de la question.

#### 1° Longueur des chromosomes.

L'étude de la longueur des chromosomes n'a pas encore été entreprise chez les Ptéridophytes.

Pour les Phanérogames, en particulier, on a reconnu que les chromosomes, dans une figure donnée, offraient soit la même taille ou à peu près, soit des différences de taille appréciables. Dans ce dernier cas, il ne s'agit pas toujours à proprement parler d'un dimorphisme, comme on a souvent l'habitude de le dire.

Il semble que la longueur des chromosomes (par exemple à la métaphase) peut être variable suivant qu'on envisage divers tissus : ainsi les éléments chromosomiques appartenant à une cellule du plérome seront en général moins longs que ceux considérés dans une initiale ou une cellule du dermatogène ; mais il est probable qu'il existe toujours une relation entre la taille des éléments, dans le cas d'hétérodynamisme.

L'existence de chromosomes somatiques de dimensions différentes est signalée par Tischler (1915) dans un seul Ptéridophyte, le *Psilotum triquetrum*, ceci d'après des dessins donnés par Rosen (1896). En se rappor-

(1) J'aurais vivement désiré être à même de pouvoir contrôler ces faits pour pouvoir les consigner dans mon mémoire, mais je dois dire qu'on éprouve maintenant de grandes difficultés à se procurer du *Salvinia natans* : cette plante a complètement disparu de la seule localité française (fossés des Allées Boutant, près Bordeaux) où elle était autrefois très abondante et la plupart des jardins botaniques qui la cultivaient n'ont pas su la maintenir (notamment à Bruxelles, à Genève, à Lisbonne, à Catane). Ce n'est qu'après de très nombreuses démarches infructueuses, — et après avoir reçu de grands jardins botaniques sous le nom de *S. natans* des *S. auriculata*, — que j'ai pu obtenir d'un horticulteur des échantillons de *S. natans*.

tant aux planches du mémoire de ROSEN, on trouve en effet des figures (fig. 2 et 6, pl. IV) où sont représentés des chromosomes de longueur différente, mais de telles figures me paraissent assez peu démonstratives. Ainsi dans la fig. 2, un chromosome médian, de longueur double des autres, occupe en ligne droite, les deux côtés du plan équatorial ; une telle disposition est tout à fait invraisemblable et l'auteur n'a cru voir qu'un seul élément alors qu'en réalité il y en avait certainement deux. Je ne veux pas dire pour cela que le *Psilotum triquetrum* n'offre pas de chromosomes de diverses tailles.

De tels chromosomes se rencontrent dans un certain nombre d'espèces de Phanérogames (1), principalement chez les Monocotylédones. L'exemple classique est celui du *Galtonia candicans*, qui possède 8 chromosomes longs, 4 petits et 4 moyens. Parmi les Algues, TISCHLER (1915) cite : *Spirogyra crassa*, *Closterium Ehrenbergii*, *Œdogonium cyathigerum*. Chez les Muscinées, on a signalé aussi des chromosomes de taille différente. dans le genre *Polytrichum*, en particulier les *P. piliferum* (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1907 ; VANDENDRIES, 1913), *juniperinum* (2) et *formosum* (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1907), ainsi que dans le genre *Mnium* — espèce indéterminée — (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1908).

### 2° Épaisseur des chromosomes.

La question de l'épaisseur des chromosomes a fait l'objet de quelques mémoires, ceux du capitaine MEEK (1912, 1920) et celui de FARMER et Melle DIGBY (1914) ; DE WINIWARTER (1919) a également abordé cette étude dans son travail sur les mitoses de l'épithélium séminal du chat.

Suivant MEEK (1912), qui s'est adressé uniquement aux animaux, le diamètre offert par les chromosomes d'une espèce — exception faite des hétérochromosomes — est constant dans toutes les cinèses ; bien plus, une valeur donnée de l'épaisseur des chromosomes appartiendrait en propre à de grands groupements phylogénétiques (3) et il y aurait accroissement régulier de cette valeur, à partir des Protozoaires jusqu'aux Mammifères, suivant trois étapes.

(1) Dans les Monocotylédones, surtout dans les genres *Najas*, *Oryza*, *Bulbine*, *Hosta (Funkia)*, *Aloe*, *Albuca*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Hyacinthus*, *Scilla*, *Yucca*, *Nerine*, *Agave*, *Beschorneria*, *Listera* ; dans les Dicotylédones, dans les genres *Morus*, *Spinacia*, *Melandrium*, *Vicia*, *Mercurialis*, *Œnothera*, *Crepis*.

(2) ALLEN (1912) prétend que dans cette espèce les différences de longueur sont très minimes et qu'il n'existe pas deux chromosomes longs, deux très courts et deux de taille moyenne, comme l'ont décrit Mr et Mme VAN LEEUWEN-REIJNVAAN.

(3) Ainsi il trouve que la largeur des chromosomes est 0,83 μ chez tous les Métazoaires supérieurs à partir des Némathelminthes.

Farmer et Melle Digby prétendent, au contraire, que le diamètre des chromosomes, tant chez les animaux que chez les végétaux, est variable : 1° dans une espèce 2° dans les différentes espèces d'un phylum donné. Parmi les Filicinées, ils ont étudié le *Polypodium aureum* et l'*Osmunda regalis*. Dans le *Polypodium*, les chromosomes de la métaphase hétérotypique varieraient en largeur de 1 μ à 1,6 μ et ceux de la cinèse homéotypique (chromosomes-filles au début de l'anaphase) de 0,6 μ à 1,1 μ. De même dans l'*Osmunda*, les chromosomes métaphasiques des divisions archésporiales varieraient de 0,6 μ à 1 μ et les chromosomes anaphasiques de la cinèse homéotypique de 0,7 μ à 1 μ. Les cytologistes anglais citent une variation encore plus grande pour le *Pellia epiphylla*, chez lequel les chromosomes hétérotypiques à la métaphase offriraient un diamètre de 1,1 μ à 2 μ, ou encore dans le *Galtonia candicans* (variation de 0,9 μ à 1,7 μ pour les chromosomes métaphasiques archésporiaux, de 1 μ à 2,3 μ pour les chromosomes métaphasiques de l'hétérotypie et de 0,8 μ à 1,6 μ pour les chromosomes anaphasiques de l'homéotypie).

De Winiwarter (1919) observe, chez le chat, que le diamètre des chromosomes n'est pas identique dans la spermatogonie, le spermatocyte I ou le spermatocyte II, et il conclut que « les résultats de Meek ne possèdent probablement pas la valeur absolue que leur attribue l'auteur, qu'ils sont soumis à des variations dont les limites sont déterminables, mais qu'ils ne méritent pas encore la condamnation irrévocable de Farmer et Digby ».

Cette question, laissée encore en suspens par le cytologiste de Liège, semble désormais tout à fait tranchée, puisque Meek lui-même (1920) reconnaît avoir fait une généralisation trop hâtive et l'étude de nouveaux matériaux lui démontre le bien-fondé des résultats donnés par Farmer et Melle Digby, à savoir : 1° que les diamètres chromosomiques peuvent être différents dans un groupe donné, les Insectes par exemple; 2° que ceux des spermatogonies d'un animal ne sont pas nécessairement identiques à ceux des spermatocytes II; 3° qu'ils peuvent enfin offrir de petites différences dans une même figure.

## B. Observations personnelles.

### 1° Longueur des chromosomes.

L'étude de la longueur des chromosomes chez les Filicinées présente presque toujours de réelles difficultés, et il est beaucoup de cas où même

elle est impossible, par suite de la position que les éléments affectent à la métaphase. Ce n'est, en effet, que si un chromosome est situé en entier dans le plan équatorial qu'on peut seulement mesurer sa longueur.

Lorsque les chromosomes sont disposés en une couronne externe, ils se prêtent assez bien à une mensuration, cependant un certain nombre ont une portion distale redressée ou descendante. Quant aux éléments internes, nous savons qu'ils sont placés parallèlement au fuseau et on ne doit pas songer à les mesurer. Donc dans une figure donnée, même très favorable, il est impossible d'évaluer la longueur de tous les chromosomes.

Nous pouvons cependant bien nous rendre compte que chez certaines espèces tous les chromosomes n'ont pas la même longueur. Ainsi la FIG. **207** relative au *Pteris cretica* montre des chromosomes d'au moins deux dimensions, les uns (A) ayant 2,25 μ, les autres (B) 3 μ. Dans le *Pteris cretica* var. *albo-lineata*, FIG. **211**A, on en remarque de 2,80 μ (B) et de 4μ (A). Dans le *Nephrolepis exaltata* forma *Piersonii*, nous pouvons reconnaître, FIG. **237**, cinq dimensions : 2 μ (A), 2,50 μ (B) 4 μ (C), 4,50 μ (D), 5,50 μ (E). Dans le *Dennstædtia cornuta*, FIG. **198**(A), certains chromosomes (A) ont 3 μ, d'autres (B) ont 5μ. Les chromosomes du *Ceratopteris thalictroides*, FIG. **216**, présentent certainement aussi des différences de longueur; leur forme, ordinairement recourbée, et le fait qu'ils ne sont souvent pas placés en entier dans le plan équatorial constituent des obstacles à une numération précise. Chez les *Azolla caroliniana*, FIG. **223** et **224**, et *Salvinia auriculata*, FIG. **225** et **226**, bien que les chromosomes soient tous à peu près situés dans le plan équatorial, l'évaluation de leur longueur offre aussi de grandes difficultés, par suite de leurs faibles dimensions et de leur forme courbe. L'examen des figures montrera néanmoins qu'il existe des différences de taille; ainsi dans l'*Azolla*, elle varie de 0,50μ à 1,50 μ.

L'espèce qui m'a présenté l'exemple le plus caractéristique de chromosomes hétérodynames est le *Dryopteris setigera*, FIG. **238 243**. L'échelle des longueurs chromosomiques comprend : 1 μ (chromosomes A), 1,50 μ (chromosomes B), 2 μ (chromosomes C), 2,50 μ (chromosomes D), 3 μ (chromosomes E) et 4 μ (chromosomes F). Ces dimensions paraissent réellement fixes; remarquons que dans le dermatogène, FIG. **243**, les éléments sont un peu plus allongés que dans le périblème. Je n'ai pu trouver dans le plérome de figures suffisamment claires pour pouvoir y effectuer des mensurations.

Je ne pense pas qu'il se trouve une espèce, — tout au moins parmi les Filicinées que j'ai étudiées, — possédant des chromosomes tous exactement de même longueur : partout il doit y avoir des éléments de longueur diverse et ceux qui se présentent comme isodynames sont, sans aucun doute, en nombre constant. D'après mes observations, il existe toute une échelle de dimensions entre deux mesures extrêmes.

### 2° Epaisseur des chromosomes.

Mes recherches ont porté uniquement sur les chromosomes métaphasiques; je dois tout d'abord faire remarquer qu'il ne faut tenir compte pour les mensurations que des chromosomes qui *paraissent* indivis ou plus exactement ceux où *le rapprochement des deux moitiés longitudinales est parfait sur toute leur longueur.*

*a. Un chromosome métaphasique* n'a certainement pas un calibre égal dans toutes ses parties. On sait qu'au voisinage de son insertion fusoriale il présente une portion bien plus étroite que le reste de l'élément. En laissant de côté cette région effilée, la majeure partie du chromosome paraît avoir un calibre égal.

*b.* J'ai recherché si les différents éléments d'*une figure donnée* possèdent la même épaisseur. Dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, dont les chromosomes sont les plus gros que j'ai observés chez les Filicinées, j'ai remarqué dans deux cas (sur dix métaphases examinées) une *très légère variation :* les dimensions extrêmes que j'ai obtenues étant environ 1,50 μ et environ 1,25 μ. On peut même se demander s'il s'agit là d'une variation réelle ou bien de différences dues soit à l'imperfection du procédé de mensuration, soit encore à la position que peut occuper le chromosome.

*c.* De même j'ai rencontré des variations semblables (soit une différence d'environ 0,25 μ) parmi les chromosomes envisagés dans *diverses figures*. J'apporterai naturellement des réserves comme dans le cas précédent.

*d.* Des différences plus appréciables, et celles-là sans aucun doute réelles, peuvent être constatées chez des *espèces* d'une *même famille*, d'un *même genre :* — par exemple les chromosomes métaphasiques de l'*Hymenophyllum demissum*, FIG. **40**, sont bien plus grêles que ceux de l'*H. tunbridgense*, FIG. **191** et **192**, ceux de l'*Adiantum cuneatum*, FIG. **205A**, sont plus grêles que ceux de l'*A. capillus-Veneris*, FIG. **204**; — ou

encore dans des *races ou formes d'une espèce* : ainsi les chromosomes du *Phyllitis Scolopendrium* forma *ramo-marginatum* sont d'un calibre plus faible que ceux du type, FIG. **199**, ou de la forma *crispum*, FIG. **200**.

## CHAPITRE III.

## Le groupement des chromosomes.

### A. État de la question.

1. Jusqu'à présent l'existence d'un appariement des chromosomes somatiques, c'est-à-dire le rapprochement par paires d'éléments de dimensions semblables et par conséquent homologues, auxquels on pourrait donner le nom d'*isodynames*, n'a pas été signalée chez les Ptéridophytes. Je dois cependant dire que quelques figures données par Melle DIGBY et FARMER montrent certains chromosomes paraissant appariés. Ce sont les fig. 3 (*a* et *a'*) de la note de Melle DIGBY (1905) pour le prothalle et l'embryon du « *Nephrodium pseudo-mas* var. *cristata apospora* DRUERY », et 41 du mémoire de FARMER et Melle DIGBY (1907) pour le prothalle du « *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* WILLS ».

D'après les auteurs, de tels appariements semblent assez fréquents chez les Phanérogames. STRASBURGER (1905) en signala le premier la présence dans le *Galtonia candicans* et l'*Hosta (Funkia) Sieboldiana*, espèces chez lesquelles les chromosomes sont nettement *hétérodynames* et où ceux de même taille sont groupés deux par deux.

Depuis lors, GEERTS (1907) et GATES (1909 et 1912) en ont constaté dans les *Œnothera*, OVERTON (1905 et 1909) en particulier dans le *Thalictrum purpurascens* et le *Calycanthus floridus*, espèces où les « prochromosomes » sont appariés, Melle SYKES (1908) dans les *Hosta (Funkia) ovata* et *Sieboldiana*, puis (1909) dans les *Hydrocharis morsus-ranæ*, *Sagittaria montevidensis*, *Melandrium album (Lychnis dioica)* et *Bryonia dioica*, CLEMENS MÜLLER (1909) dans divers *Yucca (Y. aloifolia, guatemalensis* et *Draconis)*, puis (1912) dans les *Najas marina*, *Galtonia candicans*, *Hyacinthus orientalis*, *Albuca fastigiata*, *Aloe Hamburyana*, *Eucomis bicolor*, *Bulbine annua*, *Beschorneria superba* et *Listera ovata*, STOMPS (1910) dans le *Spinacia oleracea*, TAHARA (1910) dans le *Morus indica*, KUWADA (1910) dans l'*Oryza*

*sativa*, Ishikawa (1911) dans le *Dahlia coronata*, enfin Reed (1914) dans l'*Allium Cepa*.

Je rappellerai aussi que Dehorne (1911), qui a étudié l'*Allium Cepa*, admet un « duplicisme constant » des chromosomes, ceux-ci étant « toujours disposés par paires, par *dyades*, ayant la valeur de moitiés longitudinales primaires ».

La présence d'appariements dans les noyaux somatiques a donné lieu de la part de Strasburger, puis d'Overton et de Gates, à cette théorie qu'au moment de la fécondation les éléments chromosomiques des gamètes mâle et femelle s'arrangent aussitôt par paires et que leur appariement persiste durant toute l'évolution du sporophyte. Dès lors, d'après Gates (1911), l'idée, souvent exprimée, que l'acte final de la fécondation, qui est l'appariement des chromosomes homologues, est différé jusqu'au synapsis, serait donc fausse, puisque l'on sait maintenant que les chromosomes sont appariés dans les noyaux du sporophyte.

2. Par contre, divers cytologistes n'ont pas constaté d'appariements dans les noyaux somatiques de diverses espèces, ainsi Lundegårdh (1910, *Allium Cepa* et *Vicia Faba*), Denniston (1913, *Gentiana procera*), Mc Allister (1913, *Smilacina racemosa*), Sharp (1914[A], *Vicia Faba*), de Smet (1914, *Crepis virens*); d'autre part, Bonnet (1911) et Grégoire (1912[A]) n'ont pas trouvé, l'un dans le *Yucca gloriosa*, l'autre dans le *Galtonia candicans*, l'appariement parfait qui y avait été signalé. Mentionnons enfin les résultats d'un travail récent de Sax (1918) qui, dans les *Fritillaria pudica* et *Triticum durum*, n'a observé aucune indication d'un rapprochement des chromosomes par paires dans la première division de l'œuf.

## B. Observations personnelles.

Il n'est guère possible de constater la disposition appariée des chromosomes qu'au moment de la métaphase, les figures antérieures, dans la plupart des espèces, n'étant pas du tout analysables à ce point de vue. Cependant les noyaux interphasiques d'*Azola caroliniana* et de *Salvinia auriculata* peuvent assez bien se prêter à cet examen. De leur étude, rien ne permet de conclure qu'il existe à ce moment une disposition appariée des éléments chromosomiques. Si l'on voit parfois quelques éléments placés côte à côte, ainsi que je l'ai déjà indiqué, il est impossible de les considérer comme réellement appariés; il n'est pas douteux en effet que dans une ca-

vité nucléaire étroite, des chromosomes nombreux peuvent *forcément* être placés *parfois* les uns contre les autres.

Examinons les figures métaphasiques vues du pôle et tout d'abord prenons l'*Hymenophyllum tunbridgense*. La FIG. **192** montre un certain nombre de chromosomes de forme à peu près semblable, se correspondant deux à deux; cette disposition est toutefois beaucoup moins évidente dans la FIG. **191**, les chromosomes étant assez resserrés.

Les *Saccoloma domingense*, FIG. **197**, *Dennstædtia cornuta*, FIG. **198** *a*, et *Pteris cretica*, FIG. **206—209**, sont les espèces où l'on observe peut-être des groupements les plus caractéristiques, ceci dans les chromosomes de la périphérie placés radialement, car on ne peut guère suivre que sur une faible longueur ceux situés au centre de la plaque. Beaucoup de chromosomes sont disposés par deux formant un alignement sensiblement parallèle, ou bien se rapprochant à leurs extrémités distales et présentant des courbures analogues. Par contre, il est facile de voir qu'on ne saurait trouver de partenaire à certains chromosomes que l'on observe parfois des assemblages de trois et que l'on hésite à associer dans plusieurs cas tel chromosome avec tel ou tel autre.

Dans l'*Azolla caroliniana*, FIG. **223** et **224**, si beaucoup de chromosomes sont diposés en **V**, ou encore plus ou moins parallèlement deux à deux, il en est d'autres qui sont isolés ou bien que l'on pourrait grouper avec des éléments séparés par un ou deux autres chromosomes. Les mêmes observations s'appliquent aux figures du *Salvinia auriculata*, FIG. **225** et **226**.

Dans la série de figures, FIG. **228—233**, concernant le *Pilularia globulifera*, nous voyons nettement qu'il n'y a pas un appariement régulier et constant des chromosomes de même forme.

On doit appliquer les mêmes réserves à toutes les espèces que j'ai étudiées; il sera facile de s'en convaincre en examinant les dessins de plaques métaphasiques que je donne. On sera en particulier frappé du fait que beaucoup de chromosomes correspondants sont séparés par un autre chromosome.

En résumé, si parfois un certain nombre de chromosomes métaphasiques affectent une disposition pouvant les faire considérer comme appariés, il est impossible de trouver partout cette disposition.

Je discuterai plus loin ce que l'on doit penser de la valeur des aspects observés et si, chez les Filicinées, il y a réellement tout au moins une tendance à un groupement par paires des chromosomes somatiques.

# TROISIÈME PARTIE.

# Discussion.

## CHAPITRE I.

## Les phénomènes catachromasiques et anachromasiques.

### § I. Se produit-il une destruction télophasique des chromosomes.

La question que l'on doit tout d'abord se poser, avant d'aborder le détail des processus catachromasiques, est celle de savoir si le *noyau post-télophasique comporte ou non une structure organisée ;* nous avons vu que la thèse négative a été soutenue par Von Tellyesniczky, P. Della Valle, Nakao, Champy, de telle sorte que pour ces auteurs les processus catachromasiques constitueraient des étapes d'une dissolution chromosomique (1), les chromosomes, ainsi que le prétend Della Valle (1912), arrivant à se fondre - comme un morceau de gélatine dans de l'eau tiède -.

Les observations que j'ai faites sur le *matériel fixé*, et ceci sur toutes les espèces, montrent que le noyau durant la période interphasique ou lorsqu'il est devenu quiescent au point de vue caryocinétique, contient une *structure nettement définie :* soit des bandes alvéolisées, des filaments simples ou de petites masses ovoïdes, tous plus ou moins anastomosés. Ces éléments, nous les avons vu évoluer graduellement depuis le tassement polaire et, à la prophase, nous observons aussi graduellement une transformation inverse. Le fixateur n'a pu créer la structure interphasique ou quiescente, cela n'offre pas l'ombre d'un doute, puisque cette structure est une résultante de phénomènes télophasiques. A ce sujet, nous partageons en-

(1) Mlle Digby (1910), dans son étude sur les *Osmunda*, emploie l'expression « *dissolution* » des chromosomes, qu'elle oppose à « *subsequent reconstruction* ».

Cette « *dissolution* », qui n'a pas pour l'auteur le même sens que Della Valle y attache, puisqu'elle décrit à la télophase un clivage longitudinal des chromosomes destiné à devenir efficient à l'anaphase de la cinèse *suivante*, consisterait en une résolution du chromosome en granules, tandis que les deux moitiés provenant du clivage se sépareraient plus ou moins largement.

tièrement les idées émises par Grégoire (1906) dans son mémoire sur les *Allium*, lorsqu'il combat la thèse de Von Tellyesniczky.

Nous dirons donc que, si l'on en juge par l'examen du matériel fixé, la période télophasique ne comporte certainement pas une dissolution totale des éléments chromosomiques, à moins d'admettre qu'à l'interphase les liquides fixateurs précipitent la *structure homogène* du noyau sous forme d'éléments qui, par une bien curieuse coïncidence, seraient fort semblables à ceux de la fin de la télophase. Or ceci est inadmissible, car il n'y a pas de lacune entre la fin de la télophase et l'interphase; de plus, je le répète, on peut suivre d'une façon insensible les transformations dont les chromosomes sont le siège. Autant dire que toutes les structures nucléaires observées après une fixation sont artificielles!

Les observations que j'ai faites sur les *noyaux vivants* viennent encore jeter une lumière intense sur cette question.

Elles ont porté d'abord sur les noyaux des feuilles de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, espèce des plus favorable à cet égard, en raison de la très faible épaisseur de ses feuilles et des grandes dimensions offertes par le noyau.

Voici comment j'ai procédé : prenant un petit lobe d'une feuille, je le mettais dans une goutte d'eau entre lame et lamelle et l'examinais aussitôt, en diaphragmant assez fortement.

Le noyau est très apparent; à son intérieur, on voit, d'une manière bien distincte, outre le nucléole, de nombreuses petites granulations; celles-ci, chose importante, ne sont pas isolées les unes des autres au sein du liquide nucléaire, mais se montrent reliées entre elles par de minces tractus et disposées ainsi en des alignements plus ou moins nets, fig. 13 (1).

Si on compare cette structure avec celle d'un noyau fixé et coloré, fig. 16, on constate une remarquable similitude d'aspect. La structure d'un noyau fixé n'est autre que celle d'un noyau vivant, mais mieux marquée. Pour me rendre compte d'une façon plus démonstrative encore du passage des images constatées sur le vivant à celles observées après fixation, j'ai voulu suivre pas à pas l'action de la fixation, en faisant agir sous le microscope du liquide de Benda, par exemple. Presque aussitôt, la structure nucléaire devient encore plus évidente : les granulations

(1) Il y a donc là, plus que l'« aspect finement granuleux qui semble correspondre à un réseau chromatique très serré » observé par Guilliermond (1910) sur les noyaux vivants, notamment dans les fleurs de *Tulipa suaveolens* et d'*Iris germanica*.

augmentent un peu de netteté et on constate, plus clairement que sur le vivant, qu'elles ne sont pas isolées, mais font partie de tractus filamenteux. Le fixateur n'a donc fait qu'*accentuer* la structure *existante* et il est dès lors inadmissible de prétendre qu'il puisse la *créer*. Je suis loin toutefois de nier que certains fixateurs ne puissent provoquer dans les structures nucléaires des altérations plus ou moins notables, telles qu'une rétraction dans les portions n'ayant pas subi une action immédiate, des empâtements dus à l'effet de l'acide acétique, etc. Ainsi, en traitant des feuilles d'*Hymenophyllum* par de l'alcool acétique (formule de VAN BENEDEN et NEYT : alcool absolu 1 partie, acide acétique cristallisable 1 partie), on observe une action brutale sur les noyaux, les filaments et leurs granules sont visiblement gonflés; de plus, les diverses mailles de la structure apparaissent tout à fait claires, FIG. **14** et **15**, tandis que sur le vivant et après une fixation au liquide de BENDA, le fond du noyau est vaguement ombré; cette dernière différence doit s'expliquer par le fait que le premier fixateur provoque une coagulation de l'enchylème nucléaire, enchylème qui est venu renforcer les structures déjà gonflées.

Outre l'*Hymenophyllum tunbridgense*, j'ai examiné à l'état frais des lambeaux d'épiderme foliaire de *Pteris cretica :* on y distingue une structure nucléaire au moins aussi claire que dans la première espèce, malgré le plus faible volume des noyaux, et on y remarque, en particulier, des alignements de filaments, alignements que nous avons bien notés sur les noyaux du matériel fixé (dans la racine).

Mes observations démontrent donc que le noyau vivant possède une organisation identique à celle qu'offrent les noyaux fixés au liquide de BENDA. Etant donné d'autre part que l'étude du matériel fixé montre clairement que la structure des noyaux provient de la transformation des chromosomes, il s'en suit que l'organisation nucléaire révélée sur le vivant n'est pas due à une « cristallisation » temporaire, comme pourraient le dire VON TELLYESNICZKY ou DELLA VALLE, mais représente, sans conteste, l'*organisation chromosomique*.

Ces divers résultats contredisent l'interprétation de DELLA VALLE en montrant que dans tous les noyaux où nous trouvons, après fixation modérée, une structure chromatique, nous devons considérer cette structure comme naturelle. Mais ils autorisent une conclusion plus générale encore. DELLA VALLE en effet, nous l'avons dit, admet que si la *période interphasique* est de *courte durée*, la dissolution chromosomique peut ne pas être tout à fait com-

plète; par conséquent l'observation d'une structure dans un certain nombre de noyaux ne suffit pas à infirmer sa théorie; mais il faut remarquer que les noyaux foliaires d'*Hymenophyllum* et de *Pteris ne se diviseront certainement plus*. Il est donc clair que même dans le noyau « *adulte* » *l'élément chromosomique persiste sous une forme organisée.*

De même mes observations sont en opposition avec la thèse de Champy, émise, il est vrai, d'après des recherches faites sur les noyaux des Vertébrés, en particulier sur ceux des cellules de l'épithélium intestinal des Batraciens (1911) et des cellules spermatiques de ces mêmes animaux (1913).

Les noyaux à l'état frais, dit Champy, ne contiennent pas de réseau, mais on en constate sur les préparations fixées et même non colorées. Puis il ajoute : « Il faut admettre que la fixation a dans ce cas fait varier la réfringence des divers constituants du noyau, c'est-à-dire qu'elle en a modifié la structure ». Evidemment la fixation *modifie la réfringence* des éléments et peut aussi influer un peu sur la manière d'être de la structure, comme je l'ai observé en étudiant l'action de l'alcool acétique sur les noyaux vivants d'*Hymenophyllum*, je le disais tout à l'heure, mais elle ne la crée pas de toutes pièces.

D'autre part, il n'est pas exact que les « structures réticulées » s'observent uniquement au centre des préparations, comme le prétend Champy, et qu'à la périphérie les noyaux soient d'aspect homogène. Dans toutes mes sections de racines, les noyaux interphasiques ou quiescents se sont toujours montrés constitués d'*éléments distincts*, aussi bien à la *périphérie* qu'à la partie centrale. Je dois cependant faire remarquer que dans certaines racines assez grosses, la structure des noyaux internes se montre plus empâtée. Ce fait est dû à ce que la rapidité de pénétration des différents éléments d'un fixateur n'est pas identique. Ainsi, si l'on se sert du liquide de Benda ou de la solution forte de Flemming, l'acide acétique, pénétrant plus rapidement que les acides osmique et chromique, agira pour ainsi dire à lui seul sur les parties centrales de l'organe, — qui dès lors seront gonflées, — tandis qu'à la périphérie l'action des trois substances sera simultanée. Champy, pour prouver que l'excès de fixation qui pourrait intéresser les premières couches de cellules n'est pas la seule cause de l'absence de structure définie, prétend que « ce n'est point seulement dans les premières couches que le réseau n'apparait pas, c'est aussi dans les 5 ou 6 couches de cellules superficielles. Or ces cellules, dit-il, présentent d'autre part les caractères d'une bonne fixation, car les éléments du cytoplasme, notamment les mito-

chondries, s'y présentent avec l'aspect qu'on leur trouve à frais avec les colorations vitales ». Cet argument est fort discutable, puisque une bonne fixation des mitochondries n'implique pas *forcément* une fixation adéquate du noyau.

En résumé, les transformations que subissent les chromosomes durant la phase catachromasique, et qui aboutissent à la structure telle que nous la constatons dans les noyaux interphasiques ou quiescents, structure réellement naturelle puisqu'elle existe sur le vivant, ces transformations, dis-je, ne comportent en aucune façon une destruction des éléments chromosomiques.

Peut-être pourrait-on interpréter comme le fait d'une certaine dissolution chromosomique la teinte grisâtre prise par l'enchylème nucléaire dans les noyaux télophasiques, aspect qui disparait à l'anachromase. On pourrait d'ailleurs songer aussi à une émission, dans la cavité, de particules chromatiques extrêmement ténues, particules détachées des chromosomes lors de la sorte de dissociation qui se produit à la catachromase. Le problème paraît fort difficile à résoudre, pour ne pas dire impossible; en tous cas, s'il se produisait une très légère dissolution des chromosomes et une reprise ultérieure de cette matière dissoute, cela ne contredirait en aucune façon la persistance des organites chromosomiques.

## § II. Nature des phénomènes catachromasiques.

Voyons maintenant en détail quelle est la vraie nature des processus catachromasiques. Nous envisagerons successivement ce qui se passe dans les gros chromosomes, puis dans les chromosomes grêles et les petits chromosomes. Il nous faut faire avant tout une remarque préliminaire. J'ai déjà insinué et je démontrerai bientôt (chapitre II) que les diverses modalités d'évolution chromosomique constituent les termes d'une série graduelle. Aussi doit-on admettre que les phénomènes possèdent, dans ces divers types, une portée essentielle. On est donc autorisé à éclairer l'interprétation de l'une des modalités par des données empruntées aux autres.

### I. Type des chromosomes « alvéolisés ».

Rappelons que les gros chromosomes, comme ceux de l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou des chromosomes de plus faible calibre, comme en partie ceux du *Blechnum occidentale*, ne gardent pas, à la télophase, une

structure homogène. Dans le premier type, ils offrent l'*aspect de bandes pourvues d'alvéoles*, alvéoles de dimensions variables, délimités par des travées transversales et latérales d'épaisseur inégale. Dans le second, nous avons constaté aussi des alvéoles, mais plus étroits, affectant presque toujours une forme plus allongée, et dont les parois sont aussi tantôt minces, tantôt plus épaisses. Il nous faut maintenant rechercher quelle est la véritable signification de ces aspects.

Nous sommes en présence des thèses suivantes :

1° scission en granules ;

2° spiralisation ;

3° division longitudinale ;

4° alvéolisation.

Nous pouvons écarter *de plano* la première interprétation. C'est certainement comme conséquence d'une schématisation, GRÉGOIRE (1906) l'a bien fait ressortir, que Melle MERRIMAN (1904) l'a proposée pour l'*Allium Cepa*. Ni dans les *Hymenophyllum*, ni dans le *Leptopteris superba* ou les *Osmunda*, ni même dans l'*Allium Cepa*, je n'ai observé une scission chromosomique en groupes quaternes de granules disposés selon des séries longitudinales ; j'y ai toujours vu des bandes dans lesquelles les travées alvéolaires sont épaissies fort irrégulièrement, et s'il est vrai que ces bandes présentent quelquefois vers la fin de la télophase par exemple, FIG. **10** *(Hymenophyllum tunbridgense)*, ou encore à l'interphase, FIG. **12**, **13**, même espèce, des amas plus marqués aux angles des mailles, il est néanmoins facile de se rendre compte combien la condensation de la substance chromosomique est loin d'offrir partout cette régularité.

2. Je ne puis non plus interpréter les images que j'ai observées chez les Filicinées, — et il en est de même de celles que m'ont offertes l'*Allium Cepa* et les autres Phanérogames dont les chromosomes ne demeurent pas homogènes à la télophase, — comme montrant une spiralisation de l'élément chromosomique, ainsi que le décrit Melle BONNEVIE pour l'*Allium Cepa* en particulier. On peut tout au plus dire que parfois les parties de la trame alvéolaire (parois ou travées) qui demeurent plus épaisses et plus chromatiques se présentent, sur une courte portion de la bande, disposées de telle façon qu'elles *dessinent des fragments de spirale*. Cependant il semble que, dans certains cas, grâce à la disparition partielle de parois des mailles, des tronçons de bandes se transforment en cordons courant en zigzag et subissent ainsi dès la télophase le processus qui normalement n'apparait qu'à la

prophase. J'ai mentionné ce fait à propos du *Trichomanes radicans*, mais ne suis pas sûr que le phénomène de « spiralisation » atteigne son terme dès la télophase et qu'il y ait, à cette période, plus qu'une tendance ; en tous cas, et ceci est important, la naissance d'une « spirale » *serait postérieure au stade des bandes alvéolisées*, tandis que Melle Bonnevie nie l'existence de ces bandes et admet une transformation directe du chromosome anaphasique en une spirale.

3. L'interprétation émise en 1898 par Hof, puis reprise par Lundegardh et quelques auteurs (en particulier Melle Fraser et Snell, Dehorne, Von Schustow, Reed, Melle Digby), admettant une division longitudinale, paraît, *à première vue* et *si l'on s'en tient aux aspects télophasiques*, plus plausible que les précédentes (1). Il y a bien en effet une certaine analogie entre les alvéoles qui se produisent à ce moment et ceux qui se montrent plus tard dans les filaments chromosomiques en dédoublement ; mais cette assertion est également fausse, car nous avons vu, et j'y reviendrai plus longuement tout à l'heure, que si les bandes chromosomiques possèdent une structure paraissant double à un certain moment de l'évolution du noyau prophasique, elles donnent ensuite naissance à de longs filaments d'allure en zigzag qui sont de structure *absolument simple*, ce dernier stade *précédant toujours celui de la division*.

J'ai pu me rendre compte combien les aspects figurés par Hof pour l'*Ephedra major* étaient loin de correspondre à la réalité. Cet auteur représente des filaments parallèles portant des granules qui se correspondent d'un filament à l'autre avec une régularité parfaite ; c'est ce qu'il considère comme division longitudinale. J'ai reproduit une figure d'*Ephedra fragilis*, fig. **256**, montrant un stade évidemment identique à celui de la fig. 9 donnée par Hof. La comparaison que l'on pourra faire des deux dessins montrera bien la fantaisie de l'un et la scrupuleuse exactitude de l'autre. Hof n'avait pas vu sans doute le début de l'« alvéolisation » des chromosomes, dont je donne également des aspects, fig. **255**. Ils sont identiques à ceux offerts par les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, *Alisma*, *Galtonia*, *Allium*, *Epimedium* (2), etc.

4. Des diverses interprétations qui ont été proposées, il ne nous reste plus que celle de l'*alvéolisation* pour expliquer les aspects observés, et, de

(1) Nous raisonnons en ce moment en admettant *l'autonomie des chromosomes*, comme l'admet du reste Lundegardh. Nous discuterons plus loin cette thèse et montrerons qu'elle est réellement exacte.

(2) *E pinnatum* Fisch., d'après mes recherches personnelles.

fait, une fois les autres hypothèses rejetées, il semble bien que la thèse d'une alvéolisation soit la seule possible. Pour nous, les phénomènes se passent entièrement chez les Filicinées appartenant aux types de l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou du *Blechnum occidental*, dans ce dernier, pour ce qui est des chromosomes qui ne restent pas des éléments simples, — comme ceux si bien décrits par Grégoire et Wygaerts (1903, 1904) dans le *Trillium grandiflorum* et Grégoire (1906) dans les *Allium*; aucun doute ne peut subsister à cet égard, malgré les dires de Dehorne (1911), qui prétend que « cette idée de l'alvéolisation est plus prudente que pénétrante ».

Grégoire et Wygaerts (1904) émettaient au sujet de l'origine des alvéoles chromosomiques les deux hypothèses suivantes qu'ils n'ont pas été à même de pouvoir vérifier : ils proviendraient d'une transformation partielle de la substance chromosomique, ou bien de l'imbibition des chromosomes par l'enchylème nucléaire.

En ce qui me concerne, je crois que l'alvéolisation des chromosomes (1) n'est pas un phénomène passif produit sous l'influence d'une imbibition par l'enchylème nucléaire, car on doit faire remarquer que le processus d'alvéolisation paraît débuter par la portion centrale du chromosome (cf. fig. 4, relative à l'*Hymenophyllum tunbridgense*), tandis que, si cette hypothèse était exacte, on devrait précisément observer le contraire. C'est essentiellement une sorte de *dislocation partielle*, une *dispersion* de la substance qui se trouve devoir être répartie d'une façon inégale surtout sur les bords et selon des lignes délimitant des aires claires. Cette alvéolisation, ou mieux, ainsi que je viens de le définir, cette répartition de la substance chromosomique en parois d'alvéoles, se produit toujours dans les gros chromosomes; dans ceux de calibre plus faible, elle peut aussi avoir lieu, je le mentionnais tout à l'heure, mais elle est naturellement moins prononcée; d'autre part, dans les éléments encore plus petits, il est presque impossible qu'elle se manifeste. Cependant nous avons vu que l'on peut observer une *tendance* de quelques chromosomes à s'alvéoliser. Cela prouve bien que l'*alvéolisation et la non alvéolisation ne constituent pas des modalités tranchées, mais bien des degrés d'un processus unique, la catachromase ou dispersion chromosomique.*

Doit-on considérer les espaces situés entre les parois alvéolaires comme représentant une *partie* d'un *substratum achromatophile* du chromosome ou bien comme contenant un *liquide* qui aurait été *sécrété* par le chromosome, au fur et à mesure que s'effectue la rétraction entraînant la dispersion de la

(1) Le phénomène d'alvéolisation n'est pas particulier à la cinèse somatique car il a été décrit également chez plusieurs espèces à la télophase de l'hétérotypie et de l'homéotypie.

substance chromosomique en parois d'alvéoles et pour combler le vide ainsi formé? Il nous est tout à fait impossible de répondre à ces questions.

L'étude de l'alvéolisation nous entraine incidemment à rechercher quelle est l'origine de l'enchylème nucléaire dans lequel baignent les éléments chromosomiques lors de la reconstitution du jeune noyau-fille, d'autant plus que cette origine serait intimement liée, d'après certains auteurs, à celle de la formation des alvéoles.

Selon Grégoire et Wygaerts (1904), l'enchylème nucléaire serait constitué ou bien par le liquide des vacuoles, déversé au dehors (1), ou bien par l'ancien suc nucléaire ou même par de l'enchylème cytoplasmique en admettant, pour ces deux derniers cas, que la vacuolisation soit une conséquence de l'imbibition des chromosomes.

Pour ma part, il n'est pas douteux que le contenu des alvéoles, — en supposant qu'il s'agisse d'un liquide et non d'une partie achromatique du chromosome, — n'est pas l'origine de l'enchylème nucléaire, puisque, dans les cas de chromosomes non alvéolisés, ce dernier existe également. Il y a tout lieu de penser que l'enchylème nucléaire provient, non pas de l'enchylème cytoplasmique, mais de celui de l'ancien noyau. En effet, les chromosomes lorsqu'ils arrivent au pôle, s'ils sont sur certains points en contact avec le cytoplasme, plongent en grande partie dans le fuseau. Ce fuseau, je l'ai déjà dit, paraît être une modification de l'enchylème nucléaire et il est très vraisemblable qu'entre les lamelles fusoriales existe de l'enchylème non modifié. Or, il est probable que c'est ce dernier liquide qui concourt, tout au moins au début, à la formation du nouveau suc nucléaire; il s'infiltre pour ainsi dire entre les chromosomes et les oblige à s'écarter. Comment s'accroît ce liquide au fur et à mesure que le noyau grossit? Très probablement par un apport externe, le liquide cytoplasmique, qui augmente sous l'influence de la nutrition générale de l'organisme, pénétrant par osmose à travers la membrane nucléaire (2). Il se produit peut-être aussi une sécrétion

(1) Cette assertion est reproduite par Grégoire, en 1906, à propos des *Allium*.

(2) La membrane nucléaire, qui apparaît bien distincte lors de l'écartement des chromosomes au sein de l'enchylème, a sans doute pour origine une condensation de la couche cytoplasmique située à la périphérie de la vacuole nucléaire, ainsi que l'ont mentionné Strasburger, Grégoire et Wygaerts. Elle acquiert presque aussitôt une résistance notable. Il m'a été donné d'observer ce fait avec évidence dans une préparation d'*Hymenophyllum tunbridgense*, fig. 5, où le cytoplasme avait été déchiré autour du noyau et où la membrane était restée, malgré cela, intacte, bien visiblement tendue en certains points entre les extrémités chromosomiques et prenant une forme légèrement bombée du côté externe, ceci sous l'influence de la pression de l'enchylème nucléaire.

Cette constatation est d'autre part un argument irréfutable en faveur de la réalité d'une membrane limitante, contrairement aux dires de Sheppard (1913), qui en nie l'existence et prétend que c'est une illusion d'optique due au contact étroit des filaments nucléaires avec le réticulum cytoplasmique. Reed, lui aussi (1914), n'a pu, dans l'*Allium Cepa*, en démontrer la présence comme entité distincte.

chromosomique, mais il nous paraît impossible de s'en assurer d'une façon effective.

Après cette digression, revenons encore à l'alvéolisation des chromosomes pour en indiquer le début ; il nous faudra pour cela remonter à l'anaphase. Nous verrons que les premiers indices du processus ont été interprétés de façons diverses par les auteurs. Nous avons indiqué que dans quelques espèces, comme l'*Hymenophyllum tunbridgense*, certains chromosomes, au moment où ils vont atteindre les pôles, ne se présentent pas avec une structure homogène, mais qu'au contraire leur axe est occupé par une zone un peu plus claire. Ces aspects (et peut-être ceux de la ligne brillante, due à une illusion d'optique, dont j'ai parlé précédemment) ont été considérés dans diverses espèces, en particulier l'*Allium Cepa* (Lundegårdh, 1910, 1912 ; Reed, 1914), les *Endymion nutans*, *Galtonia candicans* *Hyacinthus orientalis* (Granier et Boule, 1911 [A]), *Impatiens glanduligera* (Granier et Boule, 1911 [B]), comme un véritable clivage longitudinal du chromosome, clivage qui, je le rappelle, n'aurait son effet qu'à l'anaphase de la cinèse subséquente. Une telle interprétation est tout à fait inexacte, puisque nous savons maintenant d'une façon *certaine*, — et nous y reviendrons bientôt, — que le clivage longitudinal est d'origine prophasique. L'alvéolisation, qui débute la plupart du temps lorsque le noyau-fille s'est reformé, peut se produire parfois au tassement polaire, comme je l'ai signalé dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, fig. **4**, et le *Leptopteris superba*, fig. **46**. Jamais cependant, chez les Filicinées que j'ai étudiées, elle ne commence aussi tôt que dans certaines espèces, telles que les *Trillium grandiflorum* (Grégoire et Wygaerts, 1904), *Podophyllum peltatum* (Overton, 1909 [B] et 1911), *Paris quadrifolia* (Bolles Lee, 1913), où les chromosomes-filles peuvent offrir des alvéoles dès la métaphase.

L'assertion de Melle Merriman (1904), à savoir que les chromosomes anaphasiques présentent une structure tubuleuse donnant naissance à une série de tétrades, nettement visibles sur des sections transversales, et celle de Melle Bonnevie (1908), qui inversement prétend que cette structure en tétrades est antérieure et que les chromosomes par la suite deviennent tubuleux, ne se sont pas trouvées confirmées par mes observations sur les Filicinées et sur l'*Allium Cepa* lui-même. Une structure « tétradique » peut se présenter si la coupe transversale d'un chromosome alvéolisé intéresse un endroit où la substance chromosomique est ramassée suivant quatre tractus opposés deux à deux et reliés par des parties plus minces. Cette disposition

se voit à la télophase, je l'ai observée plusieurs fois, mais jamais cependant à l'anaphase; il est néanmoins fort possible qu'on la rencontre dès cette dernière période dans des espèces où l'alvéolisation est précoce. En tous cas, ce n'est là qu'une modalité du phénomène d'alvéolisation, qui, nous le savons, procède fort irrégulièrement, et ceci dans un même chromosome; elle ne constitue qu'une exception et ne peut être donnée comme mode essentiel de processus.

5. L'évolution des bandes alvéolisées vers l'interphase comporte, ainsi que je l'ai indiqué, un allongement, une répartition un peu plus régulière de la substance chromosomique et, comme conséquence de l'étirement, l'apparition d'une structure moniliforme dans leurs marges. M^elle^ DIGBY nous paraît avoir faussement interprété la structure moniliforme : selon l'auteur, aussi bien dans le *Galtonia candicans* (1910) que dans l'*Osmunda regalis* var. *palustris* (1919), les « moitiés longitudinales » chromosomiques se résolvent en granules qui à leur tour se désagrègent en corpuscules de plus en plus petits. Nous n'avons jamais vu les portions marginales des bandes se couper ainsi en granules : si elles apparaissent comme granuleuses en certains points, les granules font absolument corps avec les filaments et n'en sont que des parties plus épaissies et plus chromatophiles. Nous n'avons *a fortiori* rien observé qui pût passer pour une désagrégation progressive de granules. Ce n'est que dans des préparations assez décolorées que l'on pourrait seulement prendre pour des granules isolés les parties plus épaissies des filaments et avoir l'impression que ceux-ci, d'abord homogènes, se seraient segmentés en corpuscules.

M^elle^ DIGBY (1910, 1919) considère que les moitiés longitudinales des chromosomes, — pour nous les deux marges des bandes alvéolisées, — se séparent plus ou moins largement vers la fin de la télophase, pour aboutir ainsi à la structure interphasique. Disons que les dessins de l'auteur relatifs à l'*Osmunda regalis* var. *palustris* ne sont nullement convaincants et que seules les fig. 5 et 6 du schéma qu'elle donne comportent un écartement des « moitiés » chromosomiques. S'il est presque toujours impossible de discerner dans le noyau interphasique tous les alignements correspondant aux bandes, cela ne veut pas dire qu'il se soit produit un écartement des portions marginales assez notable pour donner lieu à deux filaments autonomes et aussi divergents que le montrent les fig 5 et 6 du schéma précité. Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer à propos du *Leptopteris* et des *Osmunda*, les bandes que l'on observe à l'interphase dans les fonds de noyaux ou dans des

parties qui ont été déchirées sont fort claires, FIG. **50** et **51**, *Leptopteris superba* FIG. **61**, *Osmunda cinnamomea*, et nous voyons *très nettement* que leurs bords ne sont pas plus éloignés l'un de l'autre qu'aux stades antérieurs; je crois même que dans la majorité des cas les bandes sont *plus étroites;* ce fait s'explique aisément, car il est tout à fait logique d'admettre que les bandes en s'allongeant perdent de leur largeur.

Si l'on n'observe pas toujours clairement la correspondance de portions plus ou moins parallèles de chaque bord des bandes, cela tient surtout à deux causes : 1° au grand nombre de chromosomes, dans les espèces telles que les *Osmunda*, ce qui rend les figures fort embrouillées; 2° à la « chromaticité » assez faible que présentent les parties internodales.

### II. Type des chromosomes non alvéolisés.

Dans les espèces dont le *Pteris cretica* est le type, nous constatons un processus catachromasique beaucoup moins compliqué que dans celles de la catégorie précédente, les chromosomes ne subissant aucun phénomène d'alvéolisation, mais seulement une sorte d'étirement de leur substance, d'où résulte une structure un peu moniliforme. Les parties plus épaissies et plus fortement colorées sont de répartition irrégulière; elles font du reste tout à fait corps avec le filament. Ce n'est que dans des préparations peu colorées, comme je l'ai dit pour les Filicinées à chromosomes alvéolisés, que l'on pourrait interpréter les aspects observés comme consécutifs à un processus de « segmentation transversale » des chromosomes. Melle DIGBY, en particulier, a décrit une telle segmentation chez les *Primula* (1912), puis chez le *Crepis virens* (1914). La figure relative au *Primula Kewensis* (fig. 2, « *late telophase or resting stage* ») donnée par Melle DIGBY ne me semble guère démonstrative et je dois ajouter, pour ce qui est du *Crepis virens*, que DE SMET (1914) ne mentionne pas chez cette espèce une scission en granules des chromosomes.

Les *Azolla caroliniana* et *Salvinia* nous ont offert un type de catachromase encore plus simplifié que celui du *Pteris cretica*. Dans ces espèces, nous n'assistons en effet qu'à un éloignement les uns des autres des petits corps chromosomiques avec un léger processus anastomotique entre eux, ainsi qu'un faible raccourcissement.

Il nous faut revenir sur les phénomènes qui se produisent dans les chromosomes grêles et voir comment ils peuvent se raccorder à ceux que nous avons constatés dans les chromosomes de gros calibre.

Nous avons employé tout à l'heure l'expression d'*étirement;* nous devons analyser de plus près ce phénomène. De bâtonnets homogènes et à calibre égal nous passons, durant l'évolution télophasique, à des éléments *plus allongés* et de *structure moniliforme*. C'est là évidemment un cas de la dispersion chromosomique qui caractérise la période de télophase. On peut dire que la dispersion se produit *longitudinalement* (car nous laisserons de côté la dispersion latérale suivant des tractus anastomotiques). Dans les espèces à gros chromosomes, la dispersion de la substance chromosomique se fait d'une façon plus irrégulière, également suivant la longueur, mais aussi transversalement, de telle sorte que le chromosome, nous le savons, se trouve partagé en une série d'alvéoles. Mais là aussi, il y a une *tendance* à une « *filamentisation* » et l'on peut dire que les *filaments de la prophase se préparent dès la télophase*. D'un côté (type à chromosomes grêles non alvéolisés), nous avons des filaments moniliformes, qui, à la prophase, deviendront des cordons également calibrés, et d'un autre côté des bandes alvéolisées à parties plus chromatiques dessinant souvent des zigzags ou se montrant avec des points plus épaissis qui simulent des granules, soit le prélude des filaments zigzagant de la prophase. Nous pensons donc, *malgré l'impression contraire que l'on peut avoir tout d'abord*, que Melle Bonnevie a interprété d'une façon plus exacte les aspects d'alvéolisation (schématisés par elle, cela est certain) que ne l'ont fait Lundegârdh ou Melle Digby, qui y voient ceux d'une division longitudinale.

Avant d'aborder l'étude des anastomoses qui relient les différents éléments chromosomiques, je voudrais revenir sur la très curieuse particularité que présente le × *Polypodium Schneideri*. Nous avons vu que dans cette plante les éléments chromosomiques sont les uns des filaments grêles et moniliformes, les autres des cordons épais et de calibre à peu près régulier, FIG. **124, 125, 126** : interphase. Aucun cas de semblable dimorphisme n'a, je crois, encore été signalé. Un certain nombre de végétaux cependant possèdent, on le sait, des chromosomes dimorphes. L'exemple le plus typique est celui des *Yucca*, étudiés par Clemens Müller (1909) et Bonnet (1911 [A]). Dans ces Liliacées, les chromosomes se montrent à l'état définitif sous deux aspects : d'une part sous forme de bâtonnets allongés ou de massues assez volumineuses, au nombre de dix, ce sont les *mégachromosomes*, d'autre part sous forme de petits corps plus ou moins sphériques ou ovoïdes, les *microchromosomes*, au nombre d'une quarantaine. Ces deux sortes de chromosomes existent durant toute la cinèse et, dès le début de la prophase, on

distingue déjà des filaments qui s'épaissiront et se raccourciront peu à peu pour donner les mégachromosomes et des granulations qui deviendront les microchromosomes.

Le dimorphisme offert par le × *Polypodium Schneideri* est bien différent de celui des *Yucca*, puisqu'il n'affecte les éléments chromosomiques que pendant une assez courte durée de leur évolution, qu'il n'apparaît qu'à la télophase, qu'il est impossible de reconnaître une dissemblance quelconque entre les chromosomes définitifs réunis en plaque équatoriale.

Le × *Polypodium Schneideri* étant d'origine hybride, on pourrait s'attendre à trouver là l'indice d'une différence entre les chromosomes des deux parents. Cependant, dans les noyaux télophasiques du *Polypodium aureum*, FIG. **104**, d'une part, et du *P. vulgare* forma *cornubiense*, FIG. **123**, d'autre part, les éléments chromosomiques possèdent la même apparence étirée et moniliforme. Néanmoins, dans le × *P. Schneideri*, les gros cordons sont en bien plus petit nombre que les filaments grêles et l'on pourrait songer que les chromosomes du *P. aureum* correspondent aux premiers, cette espèce ayant apporté seulement un contingent de 36 chromosomes lors de l'union des gamètes, tandis que celui du *P. vulgare* est de beaucoup supérieur.

Dans cette hypothèse, il faudrait admettre alors que les chromosomes du *P. aureum*, transportés dans un milieu qui n'est pas le leur, subissent de ce fait une évolution spéciale, un processus de catachromase différent de celui qu'ils présentent dans leurs propres noyaux. L'étude d'autres hybrides montrerait peut-être des faits de cette nature, nous ne saurions trop la recommander pour pouvoir étayer notre hypothèse sur d'autres preuves. Je dois dire que l'examen du × *Dryopteris subalpina*, considéré comme hybride des *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* et *spinulosa* subsp. *dilatata*, ne m'a révélé aucune particularité dans le genre de celle du × *Polypodium Schneideri*.

## § III. Mode de formation et rôle des anastomoses.

Jusqu'à présent, je n'ai envisagé qu'une partie des transformations catachromasiques que subissent les chromosomes, les transformations centrales, pourrais-je dire; il me reste encore à considérer celles qui sont marginales, la formation des anastomoses.

J'ai indiqué brièvement, lors de la description des phénomènes de la catachromase dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, que les anastomoses

unissant les diverses bandes chromosomiques alvéolisées partent presque toujours de points saillants, plus épaissis aux marges des bandes; je voudrais en reparler avec plus de détails. Ce fait, que j'ai bien observé également dans plusieurs autres espèces, prouve à n'en pas douter que ces anastomoses, comme l'ont fait remarquer, dans le *Trillium grandiflorum*, GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903-1904), sont dues à l'accolement, dans plusieurs points de leurs parois, des chromosomes voisins, pressés les uns contre les autres par suite du tassement polaire. La substance des chromosomes étant gélatineuse et visqueuse et leur surface n'étant pas absolument régulière, il se produit, au moment où ils sont écartés les uns des autres, des tractus entre les points qui se trouvaient en contact. Ces tractus anastomotiques sont minces dans leur partie médiane et leurs extrémités adhérentes aux chromosomes sont épaissies. Une goutte de gomme, placée entre le pouce et l'index que l'on écarte légèrement, donne parfaitement une idée du processus. La production des anastomoses ne serait donc pas un phénomène actif, mais bien un phénomène passif, dû à la viscosité des chromosomes. Elle n'a pas lieu non plus comme la réunion d'une stalactite à une stalagmite; il faut qu'il y ait eu contact, puis étirement. La thèse d'une sorte d'émission pseudopodique, ainsi que l'a décrite BOVERI (1904), paraît assez peu fondée.

Plusieurs auteurs, en particulier STRASBURGER (1905), DEHORNE (1911), CLEMENS MÜLLER (1912), SHARP (1914[A]), nous l'avons déjà vu, pensent que concurremment à la formation par étirement, il se constitue des anastomoses suivant le mode indiqué par BOVERI. Un seul fait militerait en faveur de cette idée, c'est que les anastomoses paraissent plus nombreuses à la fin de la télophase que dans ses premiers stades et on pourrait se demander si, *secondairement*, il ne se produit pas de connexions entre les chromosomes déjà écartés. Je ne le crois pas; les aspects sont dus seulement à ce que la répartition de la substance chromosomique est plus régulière et que l'on peut souvent prendre pour des anastomoses, dans le cas de bandes alvéolisées, les tractus des bandes elles-mêmes. Ainsi que nous l'avons vu, la formation des anastomoses entre chromosomes n'est qu'une conséquence de la nature visqueuse de la substance dont ils sont formés.

Il découle de cela que le processus anastomotique, processus, je le répète encore, absolument passif, ne joue aucun rôle au point de vue cinétique et même ne doit nullement contribuer à l'alvéolisation des chromosomes. Je me range à ce sujet à l'opinion de SAKAMURA (1914) qui, contrairement à celle émise par Melle FRASER et SNELL, est d'avis que les anastomoses ne sont

pour rien dans l'alvéolisation. D'abord, faisons le remarquer, ce dernier phénomène se produit assez souvent avant que les cordons chromosomiques ne soient anastomosés, d'autre part la traction que les anastomoses peuvent imprimer aux bords des chromosomes est bien insuffisante étant donnée leur nature, et enfin dans beaucoup d'espèces où il n'existe pas d'alvéolisation les chromosomes sont cependant reliés par des anastomoses.

On sait qu'OVERTON (1909[B]) niait, pour le cas du *Podophyllum peltatum*, l'existence, dans les noyaux bien fixés, d'anastomoses entre les bandes alvéolisées, prétendant que ces bandes très larges ne font, la plupart du temps, que se toucher latéralement. Je n'ai pu vérifier cette assertion dans aucune Filicinée ni dans aucune Phanérogame que j'ai étudiées (1); partout les chromosomes alvéolisés se sont montrés plus ou moins anastomosés.

## § VI. Le noyau interphasique et quiescent.

Dans les noyaux méristématiques, les processus de catachromase se poursuivent pour ainsi dire jusqu'au moment où les chromosomes entreront dans la période de reconstitution ou anachromase. La plupart du temps, sans doute, il n'y a pas de stade pendant lequel l'élément chromosomique demeure invariable, ou tout au moins ce stade est de courte durée. Mais il en est autrement dans les noyaux des régions sous-méristématiques, qui, s'ils sont appelés à se diviser, ne le feront qu'après un temps plus ou moins long de *repos caryocinétique* (qui ne veut pas signifier *repos nucléaire*) ou dans les noyaux des tissus adultes qui ne se diviseront plus.

Comme je le disais au début de ce mémoire, il est nécessaire de distinguer, avec LUNDEGÅRDH (1912) et SHARP (1914[A]), les noyaux *interphasiques*, soit ceux des régions méristématiques, et les noyaux *quiescents*, soit ceux dont l'activité caryocinétique est fort ralentie ou nulle.

Dans les noyaux des tissus se trouvant en évolution cinétique active, les phénomènes qui débutent peu après le tassement polaire évoluent pour ainsi dire sans interruption jusqu'à ce que le chromosome tende à se reformer et les noyaux interphasiques ne présentent qu'un stade avancé de la catachromase, ou mieux le point culminant des transformations chromosomiques marquant le moment où les processus vont s'invertir.

Quant aux noyaux réellement quiescents, il est évidemment souvent très difficile, pour ne pas dire impossible, de les distinguer, au début, de

(1) En particulier dans l'*Epimedium pinnatum*, plante de la même famille que le *Podophyllum*.

ceux qui continuent à évoluer. Dans quelques cas cependant, surtout lorsqu'il s'agit d'éléments alvéolisés, on constate que les bandes sont bien plus défaites encore que dans les noyaux interphasiques, et souvent même on n'arrive que très difficilement à les discerner, par exemple dans les noyaux foliaires de l'*Hymenophyllum tunbridgense*.

Nous n'envisagerons ici que les noyaux interphasiques.

1. Dans le cas de *chromosomes alvéolisés*, la dispersion se poursuit jusqu'à produire l'aspect d'une sorte de structure réticulée, ou mieux d'un ensemble de filaments plus ou moins sinueux montrant un certain nombre d'alignements doubles. Non seulement chaque « filament » est, nous le savons, relié à son congénère par des travées plus ou moins épaissies, mais encore les diverses bandes constituées par chaque paire sont finement anastomosées entre elles. Il faut noter dès maintenant que la présence de bandes alvéolisées dans les noyaux interphasiques, bandes dont cependant l'aspect s'est un peu modifié et embrouillé, est une preuve positive de la conservation de l'autonomie des unités chromosomiques entre deux cinèses.

Je n'ai en aucun cas observé une structure comparable à celle décrite par Bolles Lee (1913), c'est-à-dire cet ensemble de filaments longs et spiralés auquel il a donné le nom de *Spironema* et qu'il aurait constaté dans les cinèses post-maturatives du *Paris quadrifolia*.

Que l'on me permette quelques remarques à propos de l'étude de Bolles Lee. Les stades considérés par ce cytologiste comme appartenant au repos, repos particulier qu'il nomme *Spirophase*, ne sont vraisemblablement, à mon avis, que des stades de *noyaux en prophase*.

Les arguments invoqués par lui en vue de démontrer que les phases décrites correspondent bien au repos sont les suivantes :

1. « Ces images montrent un accroissement progressif très grand de l'élément nucléinien, qui de la fig. 8 à la fig. 15 a certainement à peu près doublé de volume ».

L'accroissement se comprend mieux encore si les stades sont d'une part la *télophase*, fig. 8, et d'autre part le *stade prophasique des filaments en zigzag*, fig. 15, de même que les fig. 12, 13bis et 14.

2. « De plus, dit-il, — et ceci me parait finalement décisif, — le stade des fig. 11 à 15 ne se rencontre pas seulement dans les noyaux de la première génération nucléaire postmaturative (qui est celle que nous étudions principalement ici), mais aussi dans les noyaux végétatifs issus de la division de ces noyaux, fig. 38, et dans les noyaux de la dernière génération cellu-

laire du tapétum, fig. 39. Or, ces noyaux *ne se divisent plus;* en conséquence, il est impossible d'attribuer à ce stade dans ces noyaux la signification d'une prophase».

Je ferai remarquer que ces dernières considérations ne me paraissent *nullement décisives;* le noyau végétatif peut très bien avoir une tendance à se diviser et présenter, par exemple, une bonne partie de la prophase. On a signalé quelques cas de division du noyau végétatif dans les *Lilium tigrinum* et *auratum* (CHAMBERLAIN, 1897), *Eichhornia crassipes* (SMITH, 1898), *Hemerocallis fulva* (FULLMER, 1899), *Asclepias tuberosa* (FRYE, 1901), mais on n'a guère suivi l'évolution du phénomène. Les noyaux des cellules tapétales, abondamment nourries, peuvent aussi avoir une tendance très manifeste à la division. Si, la plupart du temps, on observe des cellules à quatre noyaux qui ne paraissent plus se diviser mitotiquement, par contre BONNET (1912) a constaté dans le *Fuchsia* une segmentation en chromosomes dans les quatre noyaux, et BEER (1905) a vu dans les *Œnothera biennis* et *longiflora*, au moment où la première paroi du grain de pollen était formée, des noyaux en prophase, mais il n'a pas trouvé de stades ultérieurs. De semblables cas pourraient donc fort bien se produire dans le *Paris quadrifolia*. En reprenant l'étude de la caryocinèse somatique de cette espèce, dans un organe plus favorable, le méristème radiculaire par exemple, il y a tout lieu de penser que l'on trouvera le véritable «stade quiescent», qui ne doit pas différer comme constitution de ce que l'on observe pour les *Trillium Allium*, *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, etc.

2. Dans les types à *chromosomes grêles et non alvéolisés*, les figures interphasiques offrent une grande analogie avec celles des stades antérieurs de la télophase; cependant la structure devient un peu moins analysable, par suite d'une répartition plus égale de la substance chromatique sur les différents tractus. L'aspect du noyau a, malgré tout, une ressemblance assez sensible avec celui des noyaux pourvus de bandes alvéolisées; on y voit fréquemment en effet certaines figures de dualités, des «*fausses bandes*», comme je les ai appelées, provenant du parallélisme présenté par les chromosomes lorsqu'ils commencent à évoluer à la télophase. Là encore, il n'y a pas de *réseau* uniforme, mais, si l'on veut, une disposition réticulée avec lignes maîtresses formées par les corps chromosomiques, naturellement plus épais que les anastomoses qui les relient. La structure en réseau si régulier, avec granules chromatiques aux points d'intersection des mailles, telle que la figure HOF (1998) pour le *Pteris gigantea*, en particulier, n'est qu'une sché-

matisation des aspects observés; on pourra facilement s'en rendre compte en comparant les dessins que je donne pour le *Pteris cretica*, FIG. **78** et **79**, avec ceux du cytologiste allemand.

Dans quelques espèces, comme les *Marsilea quadrifolia*, FIG. **133**, et *Drummondii*, le *Pilularia globulifera*, FIG. **137**, les filaments chromosomiques, au stade d'interphase, sont, nous l'avons vu, d'une teinte très pâle et par suite fort peu apparents, car ce ne sont que les parties plus condensées qui retiennent plus fortement le colorant.

3. Dans les espèces à *petits chromosomes (Azolla caroliniana, Salvinia auriculata, S. natans)*, les éléments chromosomiques des noyaux en interphase ne se présentent guère différemment de ceux que l'on constate à la télophase. Chez l'*Azolla*, on observe nettement deux types de noyaux, les uns appartenant en général aux cellules du dermatogène et du calyptrogène avec corpuscules chromosomiques fortement colorés et distinctement anastomosés, FIG. **152**, **153**, **154**, **155**, les autres se rencontrant plus spécialement dans le périblème et dans le plérome FIG **150**, **151**, **152**, **153**, où ils demeurent au contraire très pâles avec anastomoses non ou à peine visibles. Quand on constate cette différence d'aspect des noyaux, il pourrait venir à l'idée que la cause en soit due à un artifice de fixation et que seuls les noyaux externes seraient bien fixés. Disons tout de suite que si cette hypothèse semble quelque peu plausible à un premier examen, elle ne peut se soutenir par la suite. Les résultats se montrent en effet absolument identiques dans toutes les préparations de matériel soumis à des fixations d'une durée différente, par exemple, 7, 14, 24 heures. Il n'y a aucun doute qu'au bout de 24 heures la fixation ne soit complète pour les très petites racines de cette espèce dont le diamètre ne dépasse pas un demi-millimètre. Du reste, si on emploie un liquide offrant une pénétration peut-être plus rapide que ne l'est la solution de BENDA, par exemple la solution forte de FLEMMING, la dissemblance constatée entre les divers noyaux existe encore.

Il est tout naturel de penser que ce phénomène est en rapport avec le développement plus ou moins grand de l'élément nucléolaire. Nous avons vu en effet que, dans les noyaux où l'élément chromosomique est peu coloré, le nucléole est très gros, tandis que dans ceux où il prend fortement le colorant, le nucléole se trouve très réduit. Ajoutons que l'on trouve tous les passages entre ces deux types de noyaux. Ce fait, joint à la constance des aspects observés, permet d'établir, je crois, d'une façon indiscutable qu'il existe un *rapport inverse entre la « chromaticité » de l'élément chromosomique et le volume de la masse nucléolaire*.

Cette particularité de structure offerte par l'*Azolla caroliniana* est tout à fait en désaccord avec la thèse développée par CHAMPY (1913), à savoir qu'au centre des préparations le suc nucléaire, normalement homogène, a été précipité sous forme d'un réseau qui a englobé des grains de chromatine, tandis qu'à la périphérie on observe un suc nucléaire homogène dans lequel plongent de fines granulations chromatiques (peut-être dues elles aussi, pour une part au moins, à une précipitation par le fixateur). Dans l'*Azolla*, c'est tout le contraire : les noyaux externes (dermatogène et calyptrogène) montrent nettement que les corpuscules chromatiques ne sont pas isolés, mais bien anastomosés, tandis que dans les noyaux centraux, à éléments peu chromatophiles, les anastomoses, ne retenant pas ou à peine le colorant, paraissent absentes.

Quant à envisager les corpuscules comme dus, en partie, à une précipitation sous l'influence du fixateur, il est impossible de le soutenir, d'après nos observations concernant les stades antérieurs.

J'ai déjà indiqué, au cours de la partie descriptive, que, dans les noyaux interphasiques, les éléments chromosomiques ne laissaient pas autour des nucléoles d'espace libre appréciable. J'ai pu me convaincre que le cas contraire se présente seulement dans les noyaux mal fixés, ceci tant chez les Filicinées que chez les Phanérogames. Si j'avais décrit en 1912 des lacunes périnucléolaires dans plusieurs espèces de Polypodiacées, c'était par suite de l'emploi d'un liquide fixateur défectueux, la « medium chromo-acetic solution » préconisée par CHAMBERLAIN. L'action des fixateurs dans la formation de ces lacunes, niée par ZIMMERMANN (1896), a été incriminée en particulier par DEBSKI (1897) et par DANGEARD (1902), puis pour des Phanérogames par STRASBURGER (1905), par SHARP (1914[A]) et DE SMET (1914). Je crois, contrairement à l'opinion de DEBSKI, qu'il n'y a point contraction du nucléole, mais plutôt contraction des filaments, les nucléoles en effet ne paraissant pas plus volumineux dans les noyaux bien fixés que dans ceux qui présentent des lacunes.

## § V. Les phénomènes anachromasiques (1).

Parmi les diverses interprétations qui ont été émises au sujet des phénomènes anachromasiques et que nous avons exposées au début de ce mé-

(1) Je n'envisagerai ici que les processus d'anachromase *proprement dits*, à l'exclusion de ceux de la division longitudinale qui feront l'objet d'un autre chapitre.

moire, nous discuterons uniquement celles se rapportant aux deux types essentiels d'évolution chromosomique que nous avons décrits pour la catachromase, à savoir le *type à bandes alvéolisées* et le *type sans bandes alvéolisées*. Au cours de notre examen, nous ferons quelques remarques au sujet des autres interprétations, qui ne reposent d'ailleurs que sur des observations incomplètes et erronées.

### 1° Évolution avec bandes alvéolisées

1. Il est incontestable que dans un certain nombre d'espèces de Filicinées déjà mentionnées dans la partie descriptive de ce mémoire, puis chez diverses Phanérogames que j'ai étudiées (1), les éléments chromosomiques sont représentés, au début du processus d'anachromase, par des bandes alvéolisées qui se dégagent du « réseau » par suite d'une rétraction progressive des anastomoses et du renforcement de certains tractus. Ces bandes, nous l'avons vu, ont une structure identique à celles de la télophase. Je n'ai jamais rien trouvé qui ressemblât aux alignements réguliers de granules groupés en tétrades, tels que le décrit Melle Merriman (1904) dans l'*Allium Cepa* (2); j'ai toujours observé des bandes alvéolisées dont les travées transversales et longitudinales se montrent fort irrégulièrement épaissies.

Nous devons faire quelques observations au sujet des descriptions données par Yamanouchi pour les *Dryopteris mollis* (1908[A], 1908[B]) et *Osmunda cinnamomea* (1910). Chez ces deux espèces le cytologiste japonais indique, nous l'avons vu, un processus d'alvéolisation catachromasique; par contre il mentionne pour la prophase une évolution des chromosomes identique à celle que l'on trouve dans les objets où la catachromase ne comporte pas d'alvéolisation. L'étude du *Dryopteris mollis* et de l'*Osmunda cinnamomea* m'a conduit à une conclusion tout autre. Dans la première espèce, je n'ai constaté dans les chromosomes en catachromase aucune alvéolisation. Au contraire, l'*Osmunda cinnamomea*, ainsi que l'*O. regalis*, s'est révélé tout à fait typique, puisque j'ai reconnu, à l'anachromase, comme nous l'avons vu, les mêmes processus que dans les *Hymenophyllum* ou le *Leptopteris superba*,

(1) *Cycas revoluta, Ephedra fragilis, Picea excelsa, Sagittaria sagittæfolia, Alisma Plantago-aquatica, Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Galtonia candicans, Tulipa Gesneriana, Sternbergia lutea, Helleborus niger, Delphinium pictum, Ranunculus Ficaria* et *bulbosus, Epimedium pinnatum, Lens culinaris, Statice arborescens, Leucanthemum vulgare, Tanacetum vulgare.*

(2) Grégoire (1906), en reprenant l'étude de l'*Allium Cepa*, a bien montré l'incorrection de cette interprétation en ce qui concerne cette espèce; Sakamura (1914) arrive à une conclusion identique pour le *Vicia Cracca*.

c'est-à-dire la présence de bandes alvéolisées bien caractérisées, FIG. **62**, bandes donnant naissance à des filaments en zigzag, FIG. **63**, **64**, **65**. YAMANOUCHI a donc omis les stades essentiels, vraisemblablement parce que le matériel dont il s'est servi, le tissu archésporial, est loin d'offrir la richesse de figures que présente une extrémité de racine en activité. On peut dès lors exprimer cet axiome, contredit seulement par les assertions inexactes de ce cytologiste, à savoir qu'*à des bandes d'alvéolisation catachromasique succèdent toujours des bandes anachromasiques.*

De même, pour avoir négligé le stade des bandes, Melle BONNEVIE, comme le fait remarquer si justement GRÉGOIRE (1913), admet, dans l'*Allium Cepa, dès le début* de l'anachromase, l'existence d'éléments chromosomiques en spirale, stade qui en réalité n'apparait que plus tard et que l'auteur a en outre certainement schématisé. Lès préparations que j'en ai examinées m'ont bien montré l'existence incontestable de bandes alvéolisées, comme l'éminent cytologiste belge l'a décrit en 1906. Cette espèce est, à ce point de vue, tout à fait semblable à l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou aux *Osmunda.*

Le processus anachromasique mentionné par SIJPKENS (1904), pour les *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*, est pareillement erroné, tout au moins en ce qui concerne le *Tulipa.* Cet auteur n'a pas observé chez ces plantes, je le disais précédemment, la formation de bandes alvéolisées, mais les phénomènes auraient lieu, de même que dans les types à chromosomes grêles, par simple disparition des anastomoses et égalisation de la substance chromosomique. Dans le *Tulipa Gesneriana*, qui ne doit guère différer du *silvestris*, j'ai constaté par contre des bandes fort nettes, donnant naissance, comme il se produit toujours, à des filaments minces en zigzag.

Contrairement aux dires de GRÉGOIRE (1906), on ne peut guère attribuer ce fait à ce que « les transformations télophasiques des chromosomes sont, par suite de la succession rapide des cinèses, peu accentuées ». Les observations de SIJPKENS ont été faites sur les divisions de l'endosperme; or, dans l'endosperme du *Fritillaria imperialis*, STRASBURGER figurait en 1882 des filaments en zigzag bien caractérisés, ce qui ne laisse pas de doute sur le mode d'évolution chromosomique chez cette espèce et dans cette formation. SIJPKENS, du reste, ne donne aucun dessin relatif à l'évolution prophasique.

2. Il est incontestable aussi que *les bandes alvéolisées donnent toujours naissance à des filaments en zigzag.* Ceci ressort de mes recherches sur les Filicinées et sur les diverses Phanérogames que j'ai citées plus haut. *Jamais*

je n'ai observé le mode de concentration des bandes décrit par GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904), GRÉGOIRE (1906), NĚMEC (1910), Melle DIGBY (1910), concurremment à la formation de filaments en zigzag, OVERTON (1909[B]) et CLEMENS MÜLLER (1912) (1) comme mode unique. C'est certainement par suite d'une mauvaise fixation (2), ainsi que l'ont indiqué SHARP (1914[A]) et DE SMET (1914), ou encore d'une sériation défectueuse que les auteurs précités ont émis une semblable interprétation. Sans doute, parce qu'ils ont considéré des bandes alvéolisées gonflées par le réactif au point de paraitre presque homogènes comme un stade régulier succédant aux bandes, ont-ils passé directement de ce dernier stade à celui où les chromosomes se montrent comme des cordons déjà raccourcis. SAKAMURA (1914), dans le *Vicia Cracca*, n'a certainement pas suivi en détail la série des processus, car sa fig. 7 représente des bandes alvéolisées et sa fig. 8 des chromosomes longitudinalement divisés; tout me porte à croire que, chez cette espèce, les phénomènes ne se passent pas d'une autre façon que chez le *Vicia Faba* étudié par SHARP.

Melle DIGBY (1919), dans son étude sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, mentionne que les filaments marginaux des bandes, ou, selon son interprétation, les deux chromosomes-filles déjà individualisés depuis la télophase précédente, se rapprochent pour devenir plus ou moins associés, de telle sorte que l'espace qui se montre au sein de chaque paire marque encore la future ligne de dissociation des éléments. Jamais dans les *Osmunda cinnamomea* et *regalis*, pas plus du reste que dans les autres espèces pourvues de bandes anachromasiques, je n'ai observé un *rapprochement* graduel des marges des bandes, mais j'ai toujours constaté que chacune des bandes alvéolisées donne naissance, en régularisant le tracé d'une ligne maîtresse, à un filament simple, courant en zigzag, processus que j'ai décrit en détail chez l'*Hymenophyllum tunbridgense*. Du reste, Melle DIGBY n'apporte pas la série de figures qui seraient nécessaires pour montrer un rapprochement graduel; la fig. 17 de son mémoire notamment (pour laquelle l'auteur indique : « *Note the marked association of the threads* ») n'est en rien démonstrative. Il faut remarquer en outre que la cytologiste anglaise représente elle-même dans ses figures 19, 21 (3), 20 des aspects très caractéristiques de

(1) La fig. 9 (relative au *Najas marina*) du mémoire de MÜLLER représente cependant des filaments en zigzag fort caractérisés!

(2) Le professeur GRÉGOIRE m'a confirmé le fait, le matériel dont il s'était servi pour ses recherches de 1903 et de 1906 ayant été fixé au liquide de HERMANN, qui est loin d'offrir la sûreté du fixateur de BENDA, utilisé ultérieurement par lui.

(3) La fig. 21 nous paraît représenter un stade antérieur à celui de la fig. 20.

filaments en zigzag qui seraient consécutifs au rapprochement qu'elle admet. Or la formation de cordons de cette allure nous paraît peu compréhensible avec sa théorie; elle s'explique tout naturellement avec l'interprétation de Grégoire et de Sharp, interprétation dont nous avons pu reconnaître le bien-fondé en ce qui concerne les Ptéridophytes. Ajoutons encore un mot : nous croyons même que la fig. 15 du mémoire de Melle Digby, au lieu d'indiquer des filaments qui doivent s'associer deux à deux, montre déjà au contraire le commencement du « spirème », en particulier le tronçon inférieur; or ce tronçon dessine des zigzags qui ne peuvent provenir que de la régularisation des bandes. Nous reviendrons encore du reste, à propos de la division longitudinale, sur les interprétations de Melle Digby.

Le stade des filaments en zigzag, si important comme point de départ de la division longitudinale, comme je le mentionnerai ultérieurement, a été méconnu jusqu'à l'heure actuelle par la plupart des auteurs, et c'est pour l'avoir négligé, ou pour n'avoir pas suivi sa genèse exacte, ainsi que nous venons de le voir, qu'un grand nombre ont considéré comme doubles les éléments chromosomiques durant toute la prophase. Les filaments en zigzag dans les espèces à gros chromosomes ont cependant été figurés depuis bien longtemps, mais interprétés d'une façon erronée. En parcourant les planches des mémoires de Guignard de 1884 et 1885, j'ai reconnu des figures très démonstratives de filaments en zigzag, par exemple la fig. 90 du mémoire de 1884 (albumen du *Lilium Martagon)*, figure que ce cytologiste donne comme noyau au « repos », et qu'il caractérise ainsi : « un réseau délicat formé par les nombreuses anastomoses d'un filament très fin. Son aspect granuleux est dû évidemment aux nombreux replis du filament ». Quelques restes des mailles des bandes y sont encore visibles. La fig. 121, noyau au « repos » du parenchyme de l'ovaire de l'*Alstrœmeria Pelegrina*, représente également le stade des filaments en zigzag. Il en est de même des fig. 27, noyau au « repos » de l'albumen du *Nothoscordum fragrans*, du mémoire de 1885, qui correspondent certainement au début de la division longitudinale dans les filaments en zigzag. Quelques dessins donnés par Strasburger : fig. 73*a* (1882), endosperme du *Fritillaria imperialis*, fig. 24 (1885), téguments du sac embryonnaire de la même espèce, se rapportent aussi à ce stade. La fig. 73*a* précitée montre le début de la division longitudinale, ainsi que des restes d'alvéoles des bandes. Pour l'auteur, ces figures correspondaient à son « *Knäuelstadium* », stade d'un filament unique à nombreux replis provenant de la transformation directe du réseau « quiescent » et non au « repos » lui-même, comme le pensait Guignard.

### 2° Évolution sans bandes alvéolisées.

C'est le processus que nous avons décrit en particulier dans le *Pteris cretica* et l'*Azolla caroliniana* (1). Il me semble inutile d'y revenir ici. Rappelons toutefois que chez certaines espèces, comme le *Polypodium vulgare*, il est fort probable qu'à côté de filaments simples, il y ait quelques bandes alvéolisées ou tronçons de bandes qui doivent évoluer suivant leur mode ordinaire et qu'on rencontre également dans les noyaux du *Blechnum occidentale* quelques éléments simples parmi les bandes. Je n'ai pu, disais-je précédemment, m'assurer de la réalité formelle de ces faits, par suite de la structure très surchargée des noyaux, mais certains aspects me donnent tout lieu de le penser. Une semblable constatation avait été faite par BEER (1912) dans le *Crepis virens*, ainsi que dans le *Crepis taraxacifolia* et *Tragopogon pratensis*, car il dit avoir observé une formation des chromosomes par concentration de bandes dérivées de la télophase et dans d'autres noyaux par concentration de parties simples. Ce cytologiste a figuré assez nettement, en particulier, le stade des filaments en zigzag, fig. 64 de son mémoire.

L'étude que j'ai faite du *Dryopteris mollis* m'a montré le bien-fondé de la description de YAMANOUCHI (1908[A], 1908[B]) en ce qui concerne les phénomènes anachromasiques; mais nous avons vu que, contrairement à son assertion, les chromosomes ne subissent aucune alvéolisation à la catachromase, FIG. **92**, méristème radiculaire; FIG. **93** et **94**, tissu archésporial.

### 3° Allongement et raccourcissement des chromosomes.

Qu'il s'agisse du type à bandes alvéolisées ou des types à éléments non alvéolisés, il se produit au cours des phénomènes anachromasiques deux faits qui doivent particulièrement retenir notre attention : l'*allongement* des éléments chromosomiques et leur *raccourcissement* ultérieur.

Aussitôt une question se pose : pourquoi les chromosomes s'allongent-ils pour se raccourcir ensuite? Pourquoi, par exemple dans le cas de bandes alvéolisées, ne se produit-il pas directement une concentration de ces bandes pour arriver aux chromosomes définitifs? Pourquoi se déroulent-elles, pour ainsi dire, en formant les longs filaments en zigzag?

---

(1) On peut s'étonner de voir certains auteurs, dans des articles de vulgarisation ou dans des manuels, donner des descriptions schématiques *uniques* de l'édification des chromosomes à partir du « réseau » chromatique. Par exemple, voici ce que dit BOULLIER (1908) : « Au début de la division du noyau on voit ce réseau chromatique se décomposer en une collection de bandes plus ou moins alvéolisées. Ces bandes se contractent ensuite, se ramassent en rubans homogènes, que l'on nomme chromosomes ». Évidemment, cette description est *assez* exacte, mais il y a d'autres modes d'édification des chromosomes!

Il nous paraît évident que ce processus est en rapport avec la division longitudinale, car une égalisation parfaite de la substance des deux éléments-filles est bien plus réalisable sur de longs éléments que sur des cordons raccourcis.

Dans les espèces à petits chromosomes, telles que les *Azolla caroliniana*, *Salvinia auriculata* et *S. natans*, l'allongement anachromasique, bien que peu accentué, est peut-être plus manifeste que dans les autres types ; on pourra s'en convaincre en examinant des figures d'interphase, FIG. **150—155**, *A. caroliniana*; **161 – 164**, *S. auriculata*, et des figures au stade de division longitudinale, FIG. **157**, *A. caroliniana*; FIG. **166**, *S. auriculata*.

Ce phénomène d'allongement est un processus *général*, car on le retrouve même dans les Cypéracées, dont les chromosomes métaphasiques sont extrêmement réduits. A un certain moment de la prophase, moment qui est sans doute d'assez courte durée, on observe, en particulier chez les *Carex* et *Cyperus*, des chromosomes bien plus allongés, FIG. **258** et **259**, *Carex ligerica*, FIG. **261**, *C. plantaginea*, qu'ils ne le sont d'une part à l'interphase, FIG. **257**, *C. ligerica*, d'autre part à la fin de la prophase, FIG. **260**, *C. ligerica*, FIG. **262**, *C. plantaginea*, et à la métaphase, FIG. **263**, *C. plantaginea*. STOUT (1912), dans le *Carex aquatilis*, ne mentionne pas de modifications quant à la forme des chromosomes durant toute leur évolution. Il est à croire que le *C. aquatilis* ne fait pas exception à la règle et que STOUT a dû omettre le stade de l'allongement.

Après s'être allongés, les chromosomes se raccourcissent. On peut croire que s'ils ne conservent pas la forme allongée, c'est que, dans un certain nombre de cas, elle serait préjudiciable au point de vue des mouvements anaphasiques. Ce raccourcissement nous l'observons très nettement dans la plupart des espèces, même dans les *Carex* (cf. FIG. **260** et **262**, fin de prophase chez *C. ligerica* et chez *C. plantaginea*, et FIG. **263**, métaphase de cette dernière espèce). Cependant il existe sans doute des cas dans lesquels les chromosomes ne se raccourcissent que très faiblement ou même pas du tout ; ainsi dans les *Azolla* et *Salvinia*, le processus, s'il existe, ne paraît guère sensible. Ce fait n'a rien de très surprenant, puisque le phénomène ne semble pas avoir toujours d'utilité.

### 4° Disparition des anastomoses.

Disons quelques mots sur la disparition des anastomoses dont le processus a lieu d'une façon identique, aussi bien dans les cas de bandes alvéolisées

que dans ceux d'éléments simples. Cette disparition est une conséquence des phénomènes d'allongement et aussi de raccourcissement qui affectent les chromosomes, et cela d'une façon inégale. Lorsque les bandes évoluent en des filaments flexueux, lorsque les filaments moniliformes se régularisent, lorsque les petits corps chromosomiques des *Azolla* et *Salvinia* s'allongent, il se produit naturellement des tractions qui provoquent la rupture en leur milieu des connexions anastomotiques. Les aspects épineux offerts surtout par les gros chromosomes représentent les vestiges de ces anastomoses rompues. Parfois à la fin de la prophase ou à la métaphase, quelques anastomoses sont encore visibles entre chromosomes (cf. FIG. **192**, *Hymenophyllum tunbridgense*; FIG. **199**, *Phyllitis Scolopendrium*; FIG. **204**, *Adiantum capillus-Veneris*; FIG. **215**, *Polypodium aureum*; FIG. **217**, *Lygodium japonicum*; FIG. **219**, *Osmunda cinnamomea*; FIG. **223** et **224**, *Azolla caroliniana*; FIG. **225** et **226**, *Salvinia auriculata*). On peut se demander si ces anastomoses proviennent d'anciennes qui n'ont pas disparu ou de nouvelles formées par contact des chromosomes entre eux, suivant un mode identique à celui qui s'effectue après le tassement polaire. Il est pour ainsi dire impossible de répondre à cette question, mais les deux suppositions semblent également plausibles et peut-être ces deux modalités existent-elles ensemble.

#### 5° Chromosomes prophasiques et enchylème nucléaire.

A mesure que s'effectue la reconstitution des éléments chromosomiques, l'enchylème nucléaire devient de moins en moins teinté et il est fort possible, ainsi que le pense CHAMPY (1913), qu'une partie des substances contenues dans l'enchylème, — peut-être provenant d'une certaine dissolution effectuée à la catachromase, — serve à l'épaississement des chromosomes.

## § VI. Relations des phénomènes catachromasiques et anachromasiques avec le nucléole.

#### 1° Relations entre chromosomes et nucléole à la catachromase.

La majorité des auteurs sont d'accord pour donner au nucléole une origine télophasique (1). Sa formation paraît intimement liée aux processus chromosomiques.

(1) Selon PAMPALONI (1903), dans le *Psilotum triquetrum*, le nucléole de l'ancien noyau, d'abord situé au milieu des brides cytoplasmiques qui relient la figure fusoriale à la membrane nucléaire, arrive à être entouré par la masse des chromosomes et à être ainsi englobé dans le noyau-fille.

En laissant de côté la thèse de Němec (1899), qui prétend que, dans l'*Allium Cepa*, les nucléoles proviendraient de substances dues à la transformation des fibres fusoriales, nous sommes en présence des interprétations suivantes :

1° des chromosomes spéciaux se différencieraient directement en nucléoles (Georgevitch, 1908) ;

2° la substance nucléolaire résulterait d'un dépôt de particules provenant de la désagrégation des granules chromatiques en tétrade (Melle Merriman, 1904) ;

3° le nucléole se formerait par écoulement d'une substance provenant de portions des chromosomes (Melle Digby, 1910) ;

4° le nucléole proviendrait de la substance fondamentale, sorte de substratum visqueux dont sont formés les chromosomes, tandis que le reste se dissout dans le suc nucléaire (Champy, 1913).

Beaucoup d'auteurs d'autre part n'ont pu assigner une origine exacte au nucléole et n'ont fait que constater sa présence dans les espaces interchromosomiques.

Je dois dire que je n'ai pu recueillir dans mon matériel aucune donnée très précise concernant l'origine exacte du nucléole. Dans les espèces à gros chromosomes, on observe, au milieu des bandes alvéolisées, une ou deux grosses gouttes arrondies se colorant intensément. Dans les espèces à chromosomes grêles, comme le *Pteris cretica*, on remarque, lorsque la membrane nucléaire est constituée et que les chromosomes se sont écartés les uns des autres, fig. **74**, des corpuscules relativement assez gros, et à côté d'eux parfois d'autres beaucoup plus petits qui vont sans doute se fusionner soit entre eux, soit avec les plus volumineux déjà formés. Cet aspect me donne tout lieu de penser que les gros corpuscules proviennent de l'union de plus petits.

Sans aucun doute on doit éliminer, — tout au moins dans les objets que j'ai étudiés, — la thèse de Georgevitch. Aucune apparence ne pourrait même suggérer l'idée qu'il avance.

Un fait très intéressant, signalé par de Smet (1914) chez le *Lupinus albus* et que j'ai retrouvé chez beaucoup de Filicinées, est celui de la symétrie nucléolaire dans les deux noyaux-filles (1).

(1) Je suis persuadé qu'on retrouvera des cas de symétrie des nucléoles dans la plupart des espèces. La fig. 5 du mémoire de Georgevitch (1908), relative au *Lupinus angustifolius*, en montre un bel exemple. J'en ai observé des cas particulièrement clairs dans les *Typha angustifolia*, *Triticum sativum*, *Lemna gibba*, *Ranunculus aquatilis*, *Phaseolus vulgaris*, *Wistaria sinensis*, *Plantago major*, *Helianthus annuus*.

C'est une symétrie par rapport à un plan passant par la jeune membrane; de plus, il y a identité dans la forme et le volume des masses ainsi disposées. J'ai reproduit plusieurs dessins de noyaux-filles de *Pteris cretica*, FIG. B, où je n'ai figuré que les nucléoles, le contour du noyau et celui du fuseau, puis la jeune membrane cellulaire.

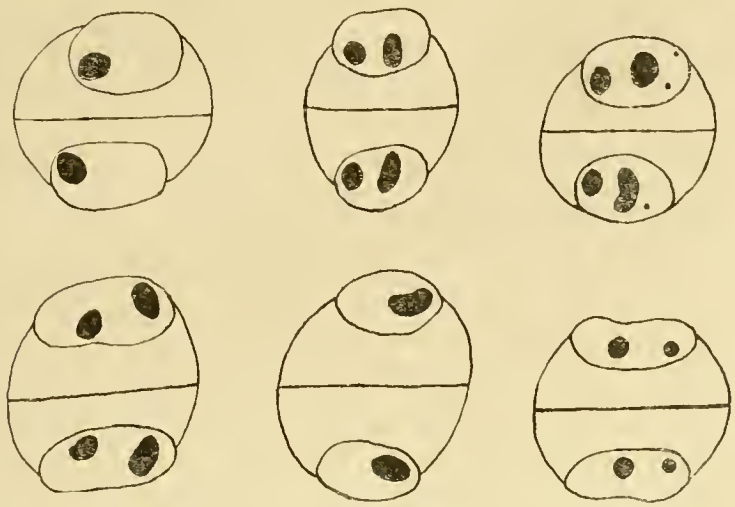


FIG. B. — *Pteris cretica*. — Symétrie des nucléoles dans les noyaux-filles. FLEMMING fort. Ob. ZEISS d. f. 2mm, n. a. 1,30. Oc. 12.

Il est évident, comme le dit DE SMET, que cette disposition « ne peut s'expliquer qu'en admettant, à la télophase, une relation génétique entre chromosomes et substance nucléolaire, en ce sens que les chromosomes, d'une façon ou d'une autre, contribuent à la formation de la substance nucléolaire ». Si l'on n'observe pas toujours la symétrie parfaite qui théoriquement devrait exister, c'est que les groupements chromosomiques peuvent être légèrement modifiés par une cause ou par une autre.

Il est presque certain, à mon avis, que les nucléoles proviennent des chromosomes, — les cas de symétrie nucléolaire en sont une preuve, — et ont pour origine un écoulement, en certains points du noyau, d'une substance chromosomique. Est-ce une partie spéciale du constituant chromosomique qui se détache ainsi, leur substratum visqueux, comme le prétend CHAMPY (1913), la matière chromatique, ainsi que le croient FARMER (1907), REED (1914), Melle DIGBY (1919), ou encore est-ce une sécrétion, comme le suggère DE SMET (1914)? Nous ne saurions vraiment le dire, en tous cas nous ne pouvons admettre que la presque totalité de la matière chromatique se concentre en nucléoles; en effet, après la formation des nucléoles, dans

les filaments chromosomiques, — même chez les *Osmunda* et l'*Allium Cepa*, qui ont fait l'objet des observations de Melle Digby et de Reed, — la substance chromatique n'en paraît pas du tout absente.

### 2° Relations entre chromosomes et nucléole à l'anachromase.

Les relations qui existent entre chromosomes et nucléole à l'anachromase semblent certaines, mais elles demeurent encore fort obscures. Il est toutefois un fait bien établi et que j'ai pu vérifier dans toutes les Filicinées, c'est que le nucléole ou les nucléoles, d'abord très volumineux à l'interphase et dans la première moitié de la prophase, n'existent plus qu'à l'état de gouttelettes au moment où les chromosomes sont rangés en plaque équatoriale. Il s'est donc produit, au cours des phénomènes anachromasiques, et plus spécialement sans doute à leur dernière période, un transport de la substance nucléolaire sur les chromosomes. Nous ne savons nullement comment s'effectue ce transport; en tous cas, ce n'est pas par des filaments spéciaux que l'on a parfois décrits, filaments qui relieraient les nucléoles aux éléments chromosomiques. Un autre fait indubitable, c'est que toute la substance nucléolaire n'est pas prise par les chromosomes, puisqu'à la métaphase, je viens de le dire, il en existe encore des gouttelettes (1), tantôt situées au milieu de la masse des chromosomes, tantôt accolées à l'extrémité distale de ces derniers, fig. **29**, **87**, parfois même dispersées dans le fuseau, fig. **136**, ou bien encore placées à la limite du fuseau et du cytoplasme. On en perd ensuite complètement toute trace, les dernières gouttelettes devant sans doute se dissoudre dans le liquide cytoplasmique.

Nous ne savons pas si le nucléole est une réserve de chromatine destinée à contribuer à l'édification des chromosomes, ou encore constitué d'une substance spéciale, substance de nature assez visqueuse qui assurerait une certaine rigidité aux chromosomes. Précisément à la fin de la prophase, les chromosomes possèdent une rigidité qu'ils ne montrent pas antérieurement. Nous reviendrons sur ce point en étudiant la constitution de l'élément chromosomique.

---

(1) Ces gouttelettes, souvent arrondies, peuvent présenter cependant des formes variables, irrégulières, fig. **29**, *Hymenophyllum tunbridgense*, ou encore en larmes bataviques, comme Berghs (1909) l'a figuré pour le *Marsilea macra* et ainsi que je l'ai observé moi-même en particulier dans le *M. quadrifolia*.

## CHAPITRE II.

### Les diverses modalités chromosomiques.

D'après les observations que j'ai faites, il existe chez les Filicinées, nous l'avons vu, quatre modalités chromosomiques caractérisées par les particularités suivantes :

1° Gros chromosomes; à la catachromase se produit une alvéolisation et à l'anachromase les bandes donnent naissance à des filaments en zigzag.

2° Chromosomes grêles, ne subissant à la catachromase aucune alvéolisation, l'alvéolisation catachromasique n'étant marquée que par un étirement des éléments chromosomiques; à l'anachromase des filaments minces se concentrent.

3° Type intermédiaire : chromosomes grêles dont le plus grand nombre subit à la catachromase une alvéolisation très étroite; à la prophase, il y a un mélange probable de filaments minces dès le début et de bandes alvéolisées, ces dernières évoluant ensuite en filaments zigzagants.

4° Petits chromosomes, se présentant sous une forme arrondie ou ovoïde dans les noyaux de la fin de la télophase; il n'y a pas ici non plus d'alvéolisation; l'évolution anachromasique consiste en un seul allongement, suivi, comme dans tous les types, d'un raccourcissement.

J'ai déjà indiqué les espèces où l'on rencontre ces processus. Le premier est celui que présente la majorité des Hyménophyllacées et les Osmundacées; le second s'observe chez le *Trichomanes radicans*, le *Blechnum occidentale* et les Marattiacées; le troisième existe chez les Cyathéacées, Polypodiacées (sauf *Blechnum occidentale)*, Parkériacées, Schizéacées *(Lygodium japonicum)*, Gleichéniacées, Marsiléacées et Ophioglossacées; enfin le quatrième paraît propre aux Salviniacées.

Dans la recherche des causes auxquelles peuvent se trouver liées ces diverses modalités, il faut d'abord tenir compte des données suivantes :

1° Les affinités systématiques.

2° Les conditions édaphiques.

3° La présence de modalités différentes dans divers tissus ou dans un même noyau d'une espèce.

4° Les caractères relatifs sur lesquels sont basés ces types.

1° Bien que dans une famille donnée l'un des modes que nous avons indiqués soit prépondérant, il n'y a cependant pas de concordance parfaite

à ce point de vue avec le classement taxonomique. Nous l'avons fait remarquer en particulier pour ce qui est des Polypodiacées et sans doute cette conclusion sera renforcée par des recherches encore plus étendues sur les Filicinées.

Parmi les Phanérogames que j'ai étudiées, j'ai aussi constaté que des plantes appartenant à une même famille, et parfois assez voisines. peuvent offrir des modalités différentes d'évolution chromosomique. Ainsi, dans les Graminées, le *Triticum sativum* se rapproche du type du *Blechnum*, le *Zea Mays* et les *Festuca* (1) de celui du *Pteris* (2), tandis que le *Phragmites communis* a de petits chromosomes. Dans les Ranunculacées, les *Helleborus niger, Delphinium pictum, Ranunculus Ficaria, R. bulbosus* (3) ont de gros chromosomes alvéolisés, tandis que *R. aquatilis* et *Flammula* possèdent des chromosomes assez grêles, non alvéolisés à la télophase, se rapprochant de ceux des Polypodiacées, et que le *Thalictrum flavum* a de petits chromosomes. De même dans les Légumineuses, le *Vicia Faba* et le *Lens culinaris* offrent de gros chromosomes alvéolisés, tandis que dans le *Gleditschia triacanthos*, *Wistaria sinensis*, *Phaseolus vulgaris*, les chromosomes sont petits et non alvéolisés. La famille des Composées nous montre encore de semblables exemples : d'une part les *Leucanthemum vulgare* et *Tanacetum vulgare*, avec chromosomes allongés, assez grêles, mais alvéolisés à la télophase, d'autre part les *Bellis perennis* et *Lapsana communis* avec des chromosomes plus courts, non alvéolisés.

2° Il ne semble pas non plus que la manière d'être des chromosomes et leur évolution soit en rapport avec les conditions édaphiques. Les Fougères aquatiques, par exemple, ont tantôt de courts chromosomes (Salviniacées), tantôt des chromosomes grêles allongés *(Ceratopteris)*. De même

(1) Diverses formes appartenant aux sous-genres *Eu-Festuca* et *Vulpia*.

(2) Cette modalité semble assez peu commune, sous sa forme typique, chez les Phanérogames, alors qu'elle est la plus répandue chez les Filicinées, et aussi celle des *Equisetum*, de l'*Isoetes Durieui* et sans doute d'autres Ptéridophytes.

(3) Remarquons en passant que la présence de *chromosomes alvéolisés* paraît bien moins fréquente chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones. Seuls jusqu'à présent, à ma connaissance, divers représentants des Ranunculacées, Berbéridacées, Légumineuses, Plumbaginacées et Composées peuvent être rangés dans ce groupe. Ce sont *Helleborus niger* (R. DE LITARDIÈRE), *Ranunculus Ficaria* et *R. bulbosus* (R. DE LITARDIÈRE), *Delphinium pictum* (R. DE LITARDIÈRE), *Podophyllum peltatum* (OVERTON, 1909 B), *Epimedium pinnatum* (R. DE LITARDIÈRE), *Vicia Faba* (Melle FRASER et SNELL, 1911 ; SHARP, 1914 A) et *V. Cracca* (SAKAMURA, 1914), *Lens culinaris* (R. DE LITARDIÈRE), *Statice arborescens* (R. DE LITARDIÈRE), *Leucanthemum vulgare* (R. DE LITARDIÈRE), *Tanacetum vulgare* (R. DE LITARDIÈRE), *Crepis virens* (DE SMET, 1914). — Chez les Gymnospermes, j'ai observé des chromosomes alvéolisés dans le *Cycas revoluta*, le *Picea excelsa* (type à alvéolisation étroite), l'*Ephedra fragilis*.

chez les Phanérogames, si dans beaucoup de Monocotylédones aquatiques ou hygrophiles nous rencontrons de petits chromosomes non alvéolisés, par exemple chez les *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, *Carex*, *Cyperus fuscus*, *Juncus conglomeratus*, *Lemna gibba*, d'autres espèces, comme *Alisma Plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittæfolia*, présentent de gros chromosomes alvéolisés.

3° Les diverses modalités signalées ne sont même pas toujours constantes pour une espèce donnée, puisqu'il existe des cas où une espèce (présentant des chromosomes homomorphes) est susceptible d'offrir à la fois deux processus.

Je dois, à ce sujet, attirer tout spécialement l'attention sur les observations que j'ai faites dans les cinèses radiculaires du *Marsilea quadrifolia*. J'y ai retrouvé une évolution tout à fait identique à celle des *M. macra* et *Drummondii*, étudiés par Berghs. D'autre part, dans les divisions spermatogoniales du *M. quadrifolia*, Sharp (1914 [B]) a figuré une véritable alvéolisation catachromasique, puis le stade des filaments en zigzag.

De ces observations, il découle que l'*évolution chromosomique peut être différente suivant les tissus d'une même espèce*. Ce fait, exceptionnel sans doute, est d'une importance capitale; toutefois il ne doit pas nous étonner outre mesure, puisque j'ai constaté, dans un *même noyau* à la télophase, chez certaines espèces (*Alsophila Marshalliana*, *Phyllitis Scolopendrium*, *Polypodium vulgare*, en particulier), la présence de chromosomes non alvéolisés, mais avec prédominance très marquée de l'une des modalités. Martins Mano (1905) dit aussi que dans le *Solanum tuberosum* et le *Phaseolus vulgaris* le corps des chromosomes se creuse *parfois* de quelques cavités alvéolaires.

Je pensais tout d'abord que l'on pouvait aussi admettre comme réelle l'existence de l'alvéolisation catachromasique décrite par Yamanouchi (1908 [A], 1908 [B], 1908 [C]) dans le tissu archésporial du *Dryopteris mollis*, bien que dans les divisions radiculaires de cette espèce j'eusse observé uniquement le processus non alvéolisé, comme dans la majorité des Polypodiacées. Plus tard, reprenant chez cette plante l'étude du tissu archésporial, je n'ai vu là non plus aucune alvéolisation des chromosomes à la catachromase. J'ai reproduit, fig. **92**, un stade appartenant à une cinèse de la racine et, fig. **93** et **94**, deux autres appartenant au tissu archésporial. Il n'est donc guère douteux que les assertions de Yamanouchi sont erronées. Du reste, les figures qu'il donne, où il semble avoir sacrifié au

fini esthétique du dessin, ne sont pas du tout concluantes en faveur d'une réelle alvéolisation des chromosomes. L'auteur paraît avoir confondu l'*aspect alvéolisé* que donnent les anastomoses à l'ensemble de la figure avec l'*alvéolisation propre* du chromosome. La lecture du texte confirmerait que c'est bien là d'où provient l'erreur, puisqu'il ne parle pas du processus anastomotique et qu'après avoir indiqué que les chromosomes forment au pôle une masse extrêmement dense, il dit aussitôt qu'ils « commencent à être vacuolisés » ; le résultat ultime du phénomène, ajoute-t-il plus loin, est « une masse vacuolisée de matériel chromatique provenant de tous les chromosomes ».

4° Enfin, envisagés de plus près, les différents modes évolutifs n'apparaissent pas comme des *types strictement tranchés*. Ainsi le type à chromosomes grêles et étroitement alvéolisés, tel qu'il existe dans la majorité des noyaux du *Blechnum occidentale*, peut être considéré comme un terme de passage entre celui des gros chromosomes alvéolisés et celui des chromosomes grêles non alvéolisés; on trouve du reste des transitions réelles, nous l'avons vu. De même par leurs chromosomes métaphasiques plus raccourcis, l'*Ophioglossum vulgatum* marque un certain passage entre les chromosomes du type grêle allongé et ceux du type court.

En étudiant les Phanérogames, on constate encore de plus nombreux termes de passage que chez les Filicinées, de telle sorte qu'il existe pour ainsi dire une *série presque ininterrompue de types évolutifs*, depuis les gros chromosomes alvéolisés jusqu'au type offert par les Cypéracées, chez lesquelles le chromosome demeure durant la plus grande partie de son évolution un petit corps arrondi ou ovoïde, sauf à un stade de prophase, où il subit un léger allongement. Ainsi, nous trouvons d'une part *Statice arborescens* et *Leucanthemum vulgare*, qui peuvent indifféremment être classés dans l'une ou l'autre des catégories que j'ai établies parmi les chromosomes alvéolisés, ce qui prouve que la distinction de ces deux sous-types devient dans certains cas plutôt factice; d'autre part, le *Juncus conglomeratus*, par ses chromosomes métaphasiques assez courts, FIG. **264**, **265**, **266**, est en quelque sorte un terme de passage du type présenté par les Cypéracées vers d'autres espèces, où l'allongement anachromasique est plus marqué et partant les chromosomes métaphasiques plus allongés, comme par exemple dans le *Lemna gibba*. De même aussi dans la série des Dicotylédones, on observe toutes les transitions entre les deux sortes de chromosomes non alvéolisés, les courts et les longs.

En présence de toutes ces considérations, il serait bien difficile de déterminer la cause de la manière d'être des chromosomes et nous ne pouvons constater que des faits. Notons toutefois quelques relations intéressantes : 1° que les chromosomes de gros calibre s'alvéolisent toujours au cours du processus de catachromase; 2° que les chromosomes plus grêles, de même que les très petits chromosomes, ne présentent pas *en général* d'alvéolisation; 3° que dans ce dernier cas, il existe presque toujours un développement considérable du nucléole. Nous pensons qu'au cours de l'évolution une espèce à chromosomes grêles a pu acquérir des chromosomes d'un calibre plus fort, devenus par cela même alvéolisés, et que, si la transition ne s'est pas accomplie d'une façon brusque, le premier stade a été celui des chromosomes étroitement alvéolisés; le processus inverse a pu se produire également.

## CHAPITRE III.

## La division longitudinale des chromosomes.

### § I. Période où apparaît la division longitudinale.

Le moment où apparaît la division longitudinale des chromosomes est encore à l'heure actuelle fort controversé : alors que bon nombre de cytologistes considèrent cette division comme se produisant à la période prophasique, ou bien seulement à la métaphase, d'autres, au contraire, la font remonter à l'anaphase (1) ou à la télophase de la cinèse précédente.

I. Il est certain avant tout que la transformation catachromasique des chromosomes n'a pas la signification d'un clivage longitudinal; mes recherches apportent une confirmation, — qui me semble définitive, — aux travaux antérieurs établissant que la division est d'origine prophasique.

1. Examinons d'abord le cas des espèces dont les noyaux sont pourvus de *bandes alvéolisées*. Les bandes évoluent toujours, à la prophase, en filaments *simples* courant en zigzag; ce n'est qu'ensuite qu'apparaissent, çà et là dans l'axe de ces filaments, de petits alvéoles, début de la division longitudinale; celle-ci constitue donc un *nouveau* phénomène qui n'a rien de commun avec l'état alvéolaire des bandes.

Peut-être, au stade où se montrent les alvéoles du clivage longitudinal,

(1) Le phénomène pouvant, d'après quelques auteurs, débuter même dès la métaphase.

le filament porte-t-il parfois encore quelques mailles isolées qui ne se sont pas rompues lors de la régularisation des bandes, comme cela semble être le cas pour certains alvéoles assez larges de la FIG. 22 *(Hymenophyllum tunbridgense)*. Ces alvéoles disparaîtront ou peut-être seront englobés dans le processus de clivage; toutefois cette dernière hypothèse demanderait confirmation.

De nouvelles recherches sur des espèces chez lesquelles on avait décrit une division longitudinale ana-télophasique ont constamment montré qu'en réalité ce processus appartient en propre à la *période prophasique*.

A. Je dois d'abord citer les *Osmunda*, dont l'étude de la cinèse somatique « démontre clairement », d'après Melle DIGBY (1919), *la nature double de chaque chromosome depuis la télophase jusqu'à l'anaphase*.

Pour l'*Osmunda regalis* var. *obtusiuscula* et var. *Plumieri*, ainsi que pour l'*O. cinnamomea* (ces trois plantes présentent des figures tout à fait concordantes), l'interprétation d'un réel clivage longitudinal télophasique n'est certainement pas l'expression de la réalité. J'ai observé chez ces plantes à la prophase, nous l'avons vu, la constitution de *filaments en zigzag* absolument *simples*, tant par leur origine que par leur structure, et je ne saurais trop m'élever contre cette assertion formulée par la cytologiste anglaise :

« *Probably all cytologists are agreed that the constitution of each individual chromosome is one of duality, and that this dominating feature usually persists throughout the cycles of chromosome construction and dissolution which constitute nuclear mitosis. This double charactere is apparent more or less continuously, except during the « rest » which may intervene between successive nuclear divisions, when it may become temporarily obscured. It is represented by paired threads, by paired beads, and by paired segments of spireme* ».

Melle DIGBY n'a certainement pas suivi tous les stades des noyaux prophasiques lorsqu'elle déclare que ce sont les espaces situés entre les deux marges des bandes qui continuent la ligne de scission télophasique; j'ai déjà indiqué ce point à propos de la discussion des phénomènes catachromasiques. D'autre part, la fig. 19 de son mémoire ne montre pas si clairement qu'elle veut bien le dire que « l'espace situé entre les deux filaments parallèles » peut être reconnu comme la ligne de scission. Nous devons faire remarquer à propos de cette figure que :

1° beaucoup de filaments sont simples;

2° certaines dualités comprenant des portions de filaments ayant un

calibre égal et assez fort semblent plutôt correspondre à *deux chromosomes* indépendants et encore longitudinalement indivis, non à des moitiés-filles;

3° d'autres alvéoles peuvent correspondre à des mailles de bandes non encore rétractées;

4° d'autres alvéoles enfin peuvent être réellement ceux du *véritable clivage longitudinal à son début.*

Melle Digby, dans son mémoire, répond déjà à la première objection que je formule, à savoir que les cordons paraissant simples résultent en réalité de l'association intime de deux filaments qu'il est impossible de discerner, de même qu'elle prétend, pour le cas des *Primula*, qu'à la télophase „les moitiés longitudinales des chromosomes tendent à se maintenir ensemble". Mais nous savons qu'il ne se produit aucun rapprochement, aucune association, des deux marges d'une bande, de telle sorte que nous affirmons que les "filaments spirématiques courbes et onduleux" qui *paraissent simples le sont réellement!*

B. L'étude des Phanérogames nous fournira des exemples analogues :

α. J'ai repris l'examen d'un *Ephedra*, l'*E. fragilis*, et j'ai pu me convaincre que les figures données par Hof (1898) ne sont que des *schémas absolument inexacts*, comme je l'ai fait ressortir à propos des phénomènes catachromasiques. Le processus d'anachromase se déroule chez cette plante suivant le mode ordinaire des espèces à chromosomes alvéolisés, les aspects en sont même, s'il est possible, encore plus nets et plus démonstratifs. Les bandes alvéolisées donnent naissance à un filament en zigzag simple, où s'effectue le clivage longitudinal.

β. Ce que je viens de dire à propos de l'*Ephedra* s'applique également au *Hyacinthus orientalis*, espèce chez laquelle Granier et Boule (1911 A) ont décrit une division longitudinale anaphasique et même métaphasique des chromosomes-filles.

γ. L'*Allium Cepa* m'a montré des figures identiques. Elles ne m'ont laissé aucun doute sur l'inexactitude des interprétations de Lundegårdh, Dehorne, Von Schustow (1) et enfin Reed. C'est pour avoir négligé le stade des filaments en zigzag que ces auteurs se sont mépris dans la recherche du véritable clivage des chromosomes. La fig. 4 du mémoire de Reed représente certainement un stade voisin du passage des bandes aux filaments en zigzag.

(1) Les figures données par Von Schustow sont vraiment d'un impressionnisme trop peu scientifique.

δ. Enfin citons le *Vicia Faba*. LUNDEGÅRDH (1910), puis Melle FRASER et SNELL (1911) s'en sont servis pour étayer leurs conclusions, tandis que SHARP (1914 A) l'a utilisé pour prouver qu'il existe réellement, à un moment de l'évolution prophasique, des éléments simples à allure zigzagante, au sein desquels se produira le clivage longitudinal. Ce stade de filaments simples est, du reste reconnaissable dans la partie droite de la fig. 33 (Pl. 63) du mémoire de Melle FRASER et SNELL *(Nucleus with spireme beginning to form)* (1). J'apporterai dans l'interprétation de cette figure des restrictions semblables à celles que j'ai mentionnées à propos de la fig. 19 du mémoire de Melle DIGBY sur les *Osmunda :* les dualités existant dans la partie gauche du noyau ne peuvent correspondre à des dualités de division à cause de l'écartement considérable qu'elles présentent, ou bien ce sont des tronçons de bandes alvéolaires non transformées, ou encore deux filaments indépendants passant par places l'un au-dessus de l'autre, ce qui se rencontre bien des fois.

2. *Dans les plantes qui n'offrent pas d'alvéolisation télophasique, il devient tout à fait évident que la dualité observée à la fin de la prophase dans chaque chromosome n'est pas dérivée d'une scission qui se serait produite à la télophase précédente, puisque dans ces objets les chromosomes demeurent durant toute cette période absolument indivis.* Il est vrai que l'on pourrait dire avec Melle DIGBY, comme elle l'avance dans son mémoire sur les *Primula* (1912), que les moitiés longitudinales restent adhérentes l'une à l'autre depuis la télophase jusqu'à la fin de la prophase et qu'elles se sépareraient seulement à ce stade, mais nos observations montrent que cette thèse n'est basée sur *aucun fait réel ;* elle n'a certainement été envisagée par l'auteur que pour faire rentrer les plantes telles que les *Primula* dans le même cadre que celles où il *semble* exister une « scission longitudinale télophasique ».

II. La division longitudinale doit avoir lieu dans *toutes les espèces à un moment à peu près identique de la prophase*, mais si elle n'a pas toujours été signalée à un stade assez précoce et si de nombreux auteurs ne la décrivent qu'à la métaphase, c'est, pensons-nous, parce qu'elle est plus voilée durant la période de concentration des chromosomes dans certaines espèces que dans d'autres ; cela tient aussi à ce que, par suite des fixateurs défectueux qu'ils ont employés, le début du clivage leur a échappé.

(1) Melle FRASER (Mme GWYNNE-VAUGHAN) (1914) a également figuré à la cinèse homéotypique du *Vicia Faba* un stade extrêmement clair des filaments en zigzag longitudinalement indivis (fig. 27 de son mémoire).

Si, dans les Filicinées à gros chromosomes, la division est la plupart du temps assez apparente durant toute la fin de la prophase, il n'en est plus de même pour les types à petits chromosomes, comme les *Azolla* et *Salvinia*, ou ceux à chromosomes grêles, comme chez les *Polypodiacées*, les chromosomes semblant à cette dernière période tout à fait homogènes; cependant dans le *Polypodium aureum*, en particulier, la division m'a toujours paru discernable. Cet aspect d'homogénéité a été interprété par quelques cytologistes, HOTTES (1901), Melle BONNEVIE (1908, 1911) et GATES (1912), comme le fait d'une soudure des deux moitiés-filles, la division qui se produirait ultérieurement étant indépendante de la première (1). Nous devons dire que, dans les Polypodiacées, la fente qui *semble* réapparaître au début de l'anaphase, n'a nullement, comme je l'ai mentionné déjà à propos du *Pteris cretica*, les caractères d'une nouvelle scission, mais bien ceux d'une division ancienne ayant été momentanément voilée.

Chez ces espèces, la division ne reste pas longtemps visible après son apparition et n'est bien facile à discerner que dans des préparations assez fortement colorées. Pour le *Dryopteris mollis*, YAMANOUCHI (1908 A, 1908 B) n'en a mentionné le début qu'au moment où les fibres fusoriales ont envahi la cavité nucléaire. Je l'ai observée, au contraire, à un stade antérieur, FIG. **95**. Dans les *Osmunda cinnamomea* et *regalis*, la division est nettement marquée à partir de son début dans les filaments en zigzag jusqu'à la séparation des chromosomes-filles, surtout dans la période prophasique, FIG. **66**, **67**, **68**, **70**); il est étonnant que YAMANOUCHI (1910) ne l'ait constatée chez l'*O. cinnamomea* qu'au stade où les chromosomes se disposent en plaque équatoriale, et que FARMER et Melle DIGBY (1914) prétendent que, dans l'*O. regalis*, les chromosomes sont « encore homogènes et indivis » à ce moment. De telles assertions tiennent sans aucun doute à l'emploi d'une fixation mal appropriée (par exemple la solution faible de FLEMMING, dont s'est servi YAMANOUCHI). D'ailleurs les liquides riches en acide acétique, en gonflant les chromosomes, les amènent à une coalescence intime et oblitèrent complètement la fente longitudinale déjà peu distincte par elle-même (2). Et c'est justement l'emploi d'une mauvaise fixation qui m'a fait indiquer (1912)

(1) REED (1914) admet aussi que parfois, dans l'*Allium Cepa*, la fente de division peut se fermer durant les derniers stades de la prophase, et que la scission *se réforme* ensuite par une série de vacuoles se fusionnant graduellement.

(2) Melle FRASER et SNELL, dans leur étude du *Vicia Faba* (1911) pensent que la cause de l'oblitération apparente de la scission doit être due en partie à un nouvel apport de substance colorable provenant du nucléole.

pour le *Pteris multifida* que la division se produit seulement après la disparition de la membrane nucléaire; cette assertion, je le regrette, a été consignée par Nicolosi-Roncati (1913). Comme je le disais tout à l'heure, on doit certainement attribuer à la même cause l'erreur de plusieurs auteurs qui, dans d'assez nombreuses espèces, n'ont pas observé la division avant la métaphase. Je citais, lors de l'exposé de l'état de nos connaissances à ce sujet, les *Mnium hornum*, *Psilotum triquetrum*, *Equisetum arvense* (1), *Carex aquatilis*, *Yucca*, *Primula*, *Œnothera lata*.

L'examen des plantes dont on a repris l'étude a bien confirmé que cette soi-disant division métaphasique s'était en réalité produite *antérieurement*. Nous avons vu qu'il en était ainsi pour le *Dryopteris mollis* et l'*Osmunda cinnamomea*. Dans l'*Allium Cepa*, on sait également que la division s'effectue beaucoup plus tôt que ne le décrivait Schaffner (1898), bien avant l'arrangement des chromosomes dans le plan équatorial.

Grégoire (1904, 1906) pensait qu'il y a « une certaine élasticité » dans le moment d'apparition de la division, ceci suivant les noyaux envisagés et suivant les espèces. Ainsi dans le *Trillium grandiflorum*, le phénomène de division, qui aurait lieu ordinairement au cours de la concentration des chromosomes, pourrait ne se produire que lorsque ceux-ci sont devenus de structure homogène. Dans l'*Allium Porrum*, il débuterait, *en général*, dans des cordons de concentration plus avancée, tandis que dans l'*Allium Cepa*, il ne se manifesterait pas encore, *la plupart du temps*, dans des chromosomes homogènes. Cette assertion me semble inexacte, et tout me porte à croire, par l'examen de préparations d'*Allium Cepa*, que dans la fig. 19 donnée par Grégoire (mémoire de 1906), où les chromosomes ne paraissent pas encore divisés, en réalité la division a eu lieu à un stade antérieur (sans doute au même moment que dans l'*Allium Porrum*), mais elle n'est plus discernable pour les raisons que j'ai données plus haut. Il doit en être très probablement de même pour le cas de la fig. 18, relative au *Trillium grandiflorum* (mémoire de 1903).

## § II. Nature du processus de division longitudinale.

Il me paraît utile de revenir sur la nature intime du processus de division longitudinale. Nous avons vu qu'on observait, au début, dans les filaments chromosomiques de petites boutonnières claires ou très légèrement

(1) Certains chromosomes des figures données par Beer (1913) pour l'*Equisetum arvense*, par exemple les nos 3, 4 et 5, paraissent cependant assez nettement divisés!

teintées. Je ne pense pas que ces boutonnières puissent être considérées, ainsi qu'on a l'habitude de le faire, comme de véritables alvéoles. Le phénomène qui se produit à ce moment ne me paraît pas être un creusement dans le chromosome et n'intéressant pas par conséquent toute son épaisseur, mais plutôt consister en la répartition de sa substance suivant deux tractus qui deviennent aussitôt indépendants, bien que parfois reliés encore par des travées transversales. L'aspect teinté présenté très souvent par ces petites boutonnières, alors que le fond du noyau est généralement clair, pourrait laisser croire à l'existence d'une maille axiale, limitée encore sur deux faces par des parois très minces. J'ai pu me convaincre cependant qu'à des stades beaucoup plus avancés, stades où les deux filaments-filles sont, sans aucun doute, indépendants, l'espace situé entre eux peut offrir aussi une teinte grisâtre qui appartient évidemment à l'enchylème nucléaire. De même que dans le processus d'alvéolisation catachromasique, je ne crois pas qu'il se produise une *fonte* chromosomique, mais bien un *écartement*.

Le clivage longitudinal ne procède pas par une scission de « *chromomères* » régulièrement disposés sur le filament, comme on l'a si souvent décrit, pas plus que par la scission des parties situées entre des « chromomères » successifs, suivant le mode décrit par Clemens Müller (1911) pour le *Najas marina*. Rien en effet d'équivalent à des « chromomères » dans les éléments où s'effectue la division, et s'il y a çà et là des portions qui semblent plus renflées et plus faiblement colorées, ce sont, je le disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, des restes de parties plus épaissies des bandes alvéolisées, ou bien des points où les filaments se coudent et qui, par là même, paraissent plus épais. Les conclusions de mes recherches sur les Filicinées viennent donc corroborer entièrement les vues émises par Sharp (1914 [A]) dans l'étude du *Vicia Faba* et par de Smet (1914) dans celle du *Crepis virens*.

Je ne puis souscrire à la théorie de Della Valle (1912) qui ne voit dans la division longitudinale des chromosomes qu'un phénomène identique à un clivage spontané de certains cristaux ou cristalloïdes. Ainsi se segmentent, dit-il, les cristaux de phosphate acide de potassium ou de sulfate de magnésium, après refroidissement de leur solution, ou bien les cristalloïdes de *Bertholletia incana* ou de *Ricinus communis* séchés à l'air et venant à être rapidement humidifiés; de même encore les cristalloïdes des cellules interstitielles du testicule de l'Homme, qui ont une forme très rapprochée de certains chromosomes, ou les plaquettes vitellines des œufs méroblasti-

ques des Vertébrés, en particulier des Anamniens. Il n'est pas douteux que Della Valle établit les comparaisons que je viens de citer, parce qu'il n'a pas observé le début de la scission des chromosomes. La division d'un chromosome est peut-être analogue comme résultat à un clivage cristallin, mais elle ne m'apparait nullement s'effectuer par un processus semblable.

## CHAPITRE IV.

## La métaphase et l'anaphase.

Je n'ai pas à m'étendre très longuement sur la métaphase et l'anaphase, leur évolution, à l'inverse des autres périodes, n'ayant pas donné lieu à de nombreuses divergences d'opinions.

### § I. Forme, dimensions et insertion des chromosomes métaphasiques.

Disons tout d'abord quelques mots de la forme, des dimensions et de l'insertion des chromosomes définitifs rangés en plaque équatoriale. Ce sont, chez les Filicinées, des bâtonnets plus ou moins allongés, la plupart du temps, — tout au moins ceux qui sont situés au centre des figures, — disposés parallèlement aux fibres ou lamelles fusoriales. Dans les *Azolla* et *Salvinia*, ils sont beaucoup plus courts que dans les autres genres ; vus de face, ils se montrent comme de petites masses ovoïdes ou de très courts bâtonnets, fig. **158, 167** ; cet aspect, je dois le rappeler, est la conséquence de la position du chromosome, dont la majeure partie est située dans le plan équatorial, de telle sorte que de face on ne voit à peu près que son extrémité proximale.

Jamais chez les Filicinées les chromosomes n'atteignent la longueur (1) de ceux de quelques Phanérogames, comme *Trillium grandiflorum;* cependant dans le *Ceratopteris thalictroides* certains ont 12 μ environ. L'insertion chromosomique est de la sorte la plupart du temps terminale ou subterminale. Seuls les *Hymenophyllum tunbridgense, Doodia aspera* et *Dryopteris mollis* m'ont montré clairement des chromosomes à insertion médiane. Il en existe peut-être cependant dans quelques autres espèces, surtout chez les Hyménophyllacées, le *Trichomanes radicans* et l'*Hymenophyllum demissum* en

(1) Je ne reviendrai pas sur la question des différences de longueur que peuvent présenter les chromosomes ; je l'ai traitée dans le chapitre II de la deuxième partie.

particulier. Dans certaines Polypodiacées, Schizéacées et Marattiacées, mais surtout chez le *Pilularia globulifera*, nous avons vu que plusieurs chromosomes ont une insertion intermédiaire.

Un point intéressant serait de savoir si le mode d'insertion des chromosomes est constant ou variable, si dans une espèce (plus éxactement dans une forme systématique déterminée) les chromosomes offrent, par exemple, dans toutes les cinèses une insertion terminale, si dans telle autre qui présente des chromosomes à insertions terminale, intermédiaire ou médiane, on en observe toujours un nombre identique ayant la même insertion. Les Filicinées que j'ai étudiées sont des objets très peu favorables pour élucider cette question, les figures étant toujours peu analysables au point de vue de l'insertion des chromosomes, soit que ceux-ci, trop nombreux, se montrent par conséquent trop tassés, ou bien que, dans le cas de nombres plus faibles, comme chez l'*Hymenophyllum tunbridgense*, ils soient fort allongés et par suite presque toujours sectionnés par le rasoir.

Nous avons vu que les chromosomes présentent clairement à leur point d'insertion une partie effilée. La cause exacte de cette particularité nous échappe. Il se produit évidemment là une traction.

## § II. Groupement des chromosomes.

Un fait sur lequel je dois attirer l'attention est la *légère tendance* que présentent les chromosomes métaphasiques d'*Azolla caroliniana* et de *Salvinia auriculata* à constituer des *alignements en séries linéaires*, cf. les FIG. **223**, **224**, **225**, **226**. On sait que ce groupement particulier des chromosomes a été décrit pour la première fois dans les végétaux par STOUT (1912) chez le *Carex aquatilis*. Je l'ai retrouvé moi aussi bien caractérisé chez les *Carex plantaginea*, FIG. **263**, *ligerica*, *vulpina*, *riparia* et le *Cyperus fuscus*; toutefois il n'y paraît exister qu'à la fin de la prophase et à la métaphase, car je n'ai rien vu de semblable dans les noyaux interphasiques et du début de la prophase (il est vrai que les éléments chromosomiques sont peu chromatophiles, ce qui pourrait voiler l'aspect des séries). Dans le *Juncus conglomeratus*, FIG. **264**, **265**, **266**, on peut remarquer aussi certains alignements des chromosomes en séries linéaires (1).

Cette particularité a été observée chez quelques animaux, et DELLA

(1) La fig. XXXIX, Pl. II, du mémoire de C. MÜLLER de 1912, reproduction microphotographique d'une plaque métaphasique de *Listera ovata*, offre aussi des séries linéaires de chromosomes, de même la fig. 60 (d'après KUWADA) : *Oryza sativa*.

Valle (1912) a bien mis en évidence que lorsque les chromosomes sont nombreux et de courtes dimensions, ils ont une tendance à constituer des séries linéaires. Il en cite aussi plusieurs cas dans les cellules, en particulier l'association des mitochondries. C'est là un phénomène purement physique, comme le montrent plusieurs expériences citées par le cytologiste italien, notamment celles de Fischer (1899) qui, précipitant de la deutéroalbumose avec le mélange d'Altmann, observe des groupements en séries des granules précipités, de Quincke (1901) qui, en coupant sur du mercure de fines suspensions de kaolin, obtient des filaments de longueur variable résultant de l'association en séries d'un nombre plus ou moins grand de granules, de Perrin (1909) qui, en précipitant lentement avec de l'eau une solution alcoolique de résine, obtient de très petits globules qui ont une tendance notable à former des séries régulières.

Il est facile de concevoir que, au moment où se constitue le fuseau, la cavité nucléaire diminuant de volume, les éléments chromosomiques, petits et nombreux, souvent reliés par des anastomoses, auront évidemment une tendance à se grouper en séries dans un espace devenu plus étroit ; il est possible que les courants qui se produisent certainement dans la cellule, lorsque le liquide fixateur y pénètre, exagèrent le phénomène. Ce n'est pas surprenant que cet arrangement puisse se produire à tous les stades de l'évolution chromosomique, puisqu'il est de nature essentiellement physique et non vitale, ou bien encore que ce processus, s'il est surtout prémétaphasique, se conserve aux stades ultérieurs.

La question de distribution des chromosomes nous amène naturellement à envisager celle des appariements.

Si l'on voit, dans quelques cas, des chromosomes de même taille et de forme sensiblement identique placés côte à côte et se correspondant deux à deux, cela veut-il signifier que ces chromosomes sont réellement des éléments homologues, d'origine parentale différente, ayant conservé cette disposition depuis la fécondation, au cours de l'évolution sporophytique? Et, si tous les chromosomes ne sont pas ainsi groupés, n'y aurait-il qu'une *simple tendance à un appariement?*

J'ai longtemps cru à la justesse de cette interprétation, mais, par la suite, j'ai reconnu qu'elle n'était guère admissible. En effet, l'examen de très nombreuses figures m'a laissé bien sceptique pour ce qui est de la fréquence des chromosomes *semblant* appariés; d'autre part, la croyance certaine que les chromosomes sont, dans leur distribution, soumis surtout à

une action physique a fini par ébranler ma conviction primitive. J'ai observé notamment un fait qui mérite, je crois, d'être rapporté : de très petits corps, par exemple des fragments de crins de quelques millimètres de longueur, surnageant un liquide, affectent, après agitation, outre un certain arrangement en séries, souvent une disposition en V. Or, nous rencontrons fréquemment dans les figures de métaphase de tels V que l'on peut prendre pour de réels chromosomes appariés, si les deux éléments sont de taille égale!

A mon avis, rien ne prouve qu'il existe un appariement *véritable*, même de quelques éléments, dans les noyaux somatiques des Filicinées.

Il en est sans doute de même chez la grande majorité des autres végétaux. Ceci résulte d'abord de mes observations sur un certain nombre de Phanérogames (principalement sur *Phragmites communis*, divers *Festuca*, divers *Carex*, *Juncus conglomeratus*, *Lemna gibba*, *Ranunculus Flammula*, *Pisum sativum* subsp. *hortense*, *Bellis perennis*) et ensuite de l'examen des figures données par différents auteurs. Je citerai, en particulier, celles de Clemens Müller (1912), concernant diverses espèces dont j'ai précédemment fait mention dans l'exposé historique de la question des appariements, car il est à remarquer que plusieurs des chromosomes soi-disant appariés ne paraissent pas toujours parfaitement superposables. Bonnet (1911 A) a bien montré que dans le *Yucca gloriosa*, espèce présentant la plus grande similitude pour le nombre et la disposition des chromosomes avec celles qu'avait étudiées Clemens Müller en 1909, d'abord le groupement par paires des microchromosomes était impossible à mettre en évidence et, quant à celui des 10 mégachromosomes, il n'était pas l'expression de la réalité et ne constituait qu'une apparence due au hasard. Il a observé des groupes de 3, 4, 5 chromosomes et aussi des chromosomes isolés auxquels on ne pouvait trouver un partenaire; c'est ce qui ressort également, dit-il, de l'examen de certaines figures de Müller, qui « ne paraissent nullement démonstratives ».

Il est possible que chez quelques espèces existe un réel appariement des chromosomes, mais dans ces cas il sera toujours difficile de faire la part du phénomène vital d'accouplement de celui qui est sous la dépendance de causes purement physiques.

Néanmoins, ces appariements ne seraient qu'une exception et je crois que l'on peut énoncer comme principe que les chromosomes des noyaux sporophytiques sont disposés sans ordre apparent.

## § III. Séparation des chromosomes-filles.

Les moitiés-filles dont sont constitués les chromosomes de la métaphase, d'abord ordinairement peu distinctes, tellement elles sont proches, ne tardent pas à se séparer. Le processus débute dans la région d'insertion fusoriale. De même que GRÉGOIRE (1912[A], 1912[B]), SHARP (1914[A]), DE SMET (1914) pour les Phanérogames, j'ai été conduit par l'étude des Filicinées à rejeter, comme sans fondement, la thèse de DEHORNE (1911) concernant les phénomènes de la séparation des chromosomes. On voudra bien se reporter à mes observations et aux figures que je donne pour l'*Hymenophyllum tunbridgense*, FIG. **32** et **33**, l'*Osmunda regalis*, FIG. **72**, et le *Pteris cretica*, FIG. **89**, figures ne laissant aucun doute sur le bien-fondé de l'interprétation classique. Celle-ci doit évidemment s'appliquer à toutes les espèces (1) et la restriction formulée à cet égard par DELLA VALLE (1912) me semble très exagérée. On ne peut affirmer, prétend-il, que les deux moitiés en lesquelles se scinde un chromosome se dirigent constamment vers les deux pôles opposés du fuseau. Toutefois il ajoute que certainement l'interprétation de DEHORNE n'a pas une valeur générale.

Au sujet de cette séparation des chromosomes, j'aurais encore à émettre quelques réflexions que me suggère le texte et l'examen des figures de BEER (1913) sur l'*Equisetum arvense*. Cet auteur, nous l'avons déjà vu, n'a constaté la division longitudinale des chromosomes qu'à la métaphase, fig. 6 de son mémoire. Lorsque les moitiés-filles, dit-il, commencent à se séparer l'une de l'autre, bien que fréquemment adhérentes ou très proches à leur extrémité distale, elles sont déjà largement écartées à leur extrémité proximale; dans ces cas on a des aspects en forme de boucle, ainsi qu'on le voit dans la fig. 7. Les moitiés longitudinales que BEER considère comme se séparant et affectant alors une « *loop-like structure* » ne représentent certainement que des chromosomes entiers groupés par deux. J'en trouve une preuve dans la grande similitude des aspects offerts par l'*Equisetum arvense* avec ceux des Polypodiacées que j'ai étudiées : les *Saccoloma domingense*, FIG. **197**, *Dennstædtia cornuta*, FIG. **198**[A], *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. **204**, *Pteris cretica*, FIG. **208** et **209**, *P. tremula*, FIG. **214**[A], montrent no-

(1) Je dois mentionner que les *Ephedra fragilis*, *Picea excelsa*, *Zea Mays*, *Triticum sativum*, *Ranunculus Ficaria*, *Helleborus niger*, *Delphinium pictum*, *Lens culinaris*, *Statice arborescens*, *Bellis perennis*, *Leucanthemum vulgare*, *Tanacetum vulgare*, *Helianthus annuus* m'ont montré des aspects très caractéristiques de dissociation des chromosomes-filles.

tamment des aspects chromosomiques en boucle. Des chromosomes dont les extrémités distales sont encore rangées à l'équateur n'affectent jamais des écartements aussi considérables de leurs moitiés, peut-être plus de trois microns, d'après les dessins du cytologiste anglais ; ce serait un exemple sans précédent dans les cas normaux. La fig. 7 est évidemment antérieure à la fig. 6 et la légère fente que l'on constate dans les chromosomes centraux est bien celle du début de la séparation des moitiés. Peut-être doit-on attribuer cette particularité à une défectuosité dans la reproduction du dessin; de plus, deux soi-disant moitiés longitudinales de la partie inférieure de la figure sont représentées avec une ligne plus claire suivant l'axe du chromosome, ligne qui indiquerait leur nature double.

Nous avons déjà mentionné les particularités de structure que présentent les chromosomes de certaines espèces; nous n'y reviendrons pas ici.

## § IV. Le tassement polaire.

Les chromosomes, tassés au pôle, à la période ultime de l'anaphase, conservent certainement toute leur indépendance, malgré les dires de certains auteurs. Nous reparlerons du reste de ce point lorsque nous exposerons la thèse d'autonomie chromosomique. Le phénomène de tassement polaire n'est pas dû à l'action du liquide fixateur, ainsi que le prétend Lundegårdh (1912 [A]). Je partage entièrement à ce sujet l'opinion contraire émise par Sharp (1914 [A]) dans son étude sur le *Vicia Faba*, puisque, comme ce cytologiste, j'ai retrouvé moi aussi ces figures de tassement dans toutes les espèces que j'ai étudiées, avec tous les fixateurs que j'ai employés et dans toutes les cellules de n'importe quelle région d'un méristème, en particulier dans celles présentant les caractères d'une bonne fixation. Ce phénomène s'explique tout naturellement par ce fait que les chromosomes, arrivant au pôle, se trouvent resserrés aux extrémités du fuseau qui sont toujours plus ou moins étroites. Il est évident cependant que les réactifs gonflants, comme ceux qui contiennent une proportion assez notable d'acide acétique, exagèrent ce tassement, où, souvent, il n'est alors guère facile, surtout dans des préparations fortement colorées, de distinguer les limites des chromosomes. De tels aspects expliquent sans doute l'erreur des auteurs qui admettent la formation d'un grumeau chromatique, quelque peu comparable à celui du synapsis.

# CHAPITRE V.

## Constitution et structure de l'élément chromosomique.

### 1. Chromatine et linine.

Un grand nombre de cytologistes admettent que les éléments chromosomiques sont constitués de deux substances distinctes, non seulement au point de vue chimique, mais encore morphologiquement, l'une achromatophile, la *linine*, et l'autre prenant fortement les colorants, la *chromatine*.

Ce serait surtout au stade de « réseau » et au début de la prophase que la double distinction morphologique entre chromatine et linine se manifesterait le plus nettement, les filaments chromosomiques qui emplissent alors le noyau étant de nature lininienne et portant de place en place des corpuscules chromatiques; dans les chromosomes définitifs, la chromatine voilerait complètement le substratum de linine; cependant Overton (1909[B]) admet, comme nous l'avons vu, que le « spirème » prophasique du *Podophyllum peltatum* serait formé d'éléments chromatiques séparés par des portions achromatiques.

Pour certains auteurs même, comme Farmer (1907) et Reed (1914), le noyau quiescent, indépendamment des nucléoles, ne renfermerait qu'un réseau de linine de consistance gélatineuse, semblant, d'après Reed, différer très peu de celui du cytoplasme, et baignant dans un milieu plus fluide, la *paralinine*. Lorsque le noyau va entrer en division, la linine s'imprégnerait de la chromatine jusqu'alors contenue dans les nucléoles. La chromatine ne serait pas également distribuée à travers le filament de linine, mais elle se montrerait régulièrement organisée en petits renflements discontinus constitués alors de linine, formant substratum, et de chromatine; ces renflements sont les *chromomères* que Farmer, après bien d'autres, Strasburger en particulier, considère comme des *unités morphologiques* distinctes.

Grégoire a vivement combattu cette manière de voir à différentes reprises, tant pour les noyaux somatiques que maturatifs (1). Il admet toutefois (1906) que les éléments chromosomiques sont peut-être formés de deux substances, mais qu'en tous cas, la matière chromatique ne se manifeste jamais « à l'examen microscopique, sous forme de *corpuscules distincts*, *au-*

(1) Martins Mano (1905), Melle Bonnevie (1908), Stomps (1910), Lundegårdh (1912 B), Sharp (1914 A), Sakamura (1914), entre autres, y sont également hostiles.

*tonomes*, nettement définis, comparables en quelque sorte à des cristallisations, portées (aussi indépendamment que des perles par un fil) sur la trame achromatique et *constituant des unités morphologiques, des organites indépendants*». L'éminent cytologiste belge pense que la substance chromatique *imprègne* un substratum achromatophile. La trame des noyaux jeunes, dit-il, est entièrement imprégné de chromatine, mais plus tard dans les noyaux âgés (par exemple dans la zone de grand allongement des racines d'*Allium* et encore plus clairement dans le connectif des anthères de *Lilium speciosum*), il peut arriver qu'abandonnant certaines parties du substratum, la substance chromatique tende à s'accumuler en divers points, aux croisements nodaux, en particulier.

Berghs (1909) s'est rallié à cette manière de voir après l'étude qu'il a faite des *Marsilea*; Lundegârdh (1910, 1912 [A], 1912 [B], 1912 [C]) est aussi de cet avis.

Nous sommes également en présence d'une troisième interprétation; c'est celle émise par Van Wisselingh (1899), et reprise en particulier par Yamanouchi dans son étude du *Dryopteris mollis* (1908 [A]) et de l'*Osmunda cinnamomea* (1910). D'après ces auteurs, les filaments sont uniquement formés de substance chromatique, substance plus compacte en certains points qui prennent dès lors plus fortement le colorant que les parties moins denses. Yamanouchi, il est vrai, n'a étudié que les noyaux en voie de division et ne parle pas de la structure âgée.

Sharp (1914 [1]) est plutôt d'une opinion éclectique au sujet de la constitution des éléments chromosomiques. Bien que rien ne lui semble révéler la présence de deux substances, il pense que si réellement elles existent, comme certains auteurs croient en avoir obtenu l'évidence, l'une, la substance du substratum, est imprégnée par l'autre, la matière chromatique, de la même façon que le corps d'un chloroplaste est imprégné par la chlorophylle.

Passons d'abord en revue les structures aux différentes périodes de l'évolution cinétique, surtout catachromase et anachromase. Nous verrons, bien qu'elles aient été envisagées par différents auteurs comme susceptibles de démontrer la dualité de nature des chromosomes, que l'examen de ces structures n'apporte aucune preuve de ce fait.

Ainsi que je disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, si les renflements que l'on constate dans les éléments chromosomiques, à la *télophase*, semblent de prime abord des granules fortement

colorés et indépendants, reliés par des tractus moins chromatophiles, surtout dans les préparations trop décolorées, ce qui, entre parenthèses, pourrait suggérer l'idée de l'existence de corpuscules chromatiques *indépendants* et fixés sur un filament de *nature différente*, ces aspects ne correspondent pas à la réalité, puisqu'en faisant varier la vis micrométrique, même dans ces cas de noyaux peu colorés, on voit les amas plus colorés aller en s'atténuant pour faire corps avec le reste du filament. Le chromosome paraît, aussi bien lorsqu'il est alvéolisé (1) que lorsqu'il ne l'est pas, n'être formé que d'une seule substance, et évidemment on ne peut considérer les parties plus épaissies comme constituées de chromatine et les parties minces, y compris les anastomoses qui relient les divers chromosomes, comme faites de linine.

Les éléments chromosomiques de l'*interphase* offrent la même constitution, comme nous l'avons vu, et prétendre qu'ils forment un fin réticulum, analogue à celui du cytoplasme, entièrement achromatophile, ainsi que le veulent Farmer et Reed, est absolument inadmissible. C'est ce qui ressort de toutes mes recherches et en particulier de celles sur l'*Allium Cepa*, étudié précisément par Reed. Une semblable interprétation ne peut être basée que sur l'examen de préparations défectueusement colorées; on sait qu'à ce moment les éléments chromosomiques se colorent avec plus de difficulté, ou plus exactement retiennent moins bien le colorant qu'aux autres périodes.

La présence de deux substances indépendantes ne nous est pas davantage révélée par l'étude des noyaux en *prophase;* il n'y a qu'à se reporter à nos diverses observations, où j'ai révélé l'inexistence de ces «*chromomères*», de ces disques régulièrement alignés, si souvent décrits ou consignés dans la plupart des manuels classiques.

Mais si la chromatine et la linine ne sont pas indépendantes, n'existent-elles pas réellement, la chromatine formant pour aussi dire corps avec un substratum chromatophile, comme le pensent Grégoire, Berghs, Lundegårdh? Cela me parait bien l'expression de la réalité et je vais en donner quelques preuves.

Chez beaucoup de Polypodiacées, dans les noyaux interphasiques de la racine, aussi bien dans le périblème et le dermatogène que dans le calyptrogène de la région proche de l'initiale, on observe, sur les filaments

(1) Il ne me semble guère plausible d'admettre que les espaces interalvéolaires représentent le substratum achromatophile abandonné par la chromatine qui s'est dispersée en parois d'alvéoles.

chromosomiques, des points plus volumineux que les parties nodales ordinaires et bien plus vivement colorés (FIG. **244** et **245**, relatives au *Woodwardia radicans*, et FIG. **249**, relative au *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*) ; il se forme ainsi de petites gouttelettes plus ou moins arrondies qui deviennent vite indépendantes des filaments qui leur ont donné naissance, et auxquelles on peut appliquer le nom de « caryosomes » (1). En suivant les noyaux de la région méristématique vers les parties plus âgées, nous constatons l'augmentation du nombre et du volume de ces corpuscules, FIG. **247**, **248**, **251**, **252** (2) ; ainsi dans les noyaux de la zone de grand allongement, ils arrivent à prendre une large place à côté des nucléoles et il semble que la substance chromatique des éléments chromosomiques s'est en grande partie portée sur ces corpuscules, car le « réseau » devient très pâle, souvent à peine distinct, FIG. **248**, **252**. Il y a donc lieu de tirer de ceci deux constatations importantes : 1° il se produit un écoulement de substance à partir des filaments chromosomiques, phénomène qui n'est pas sans présenter d'analogie avec la formation très probable du nucléole, au cours de la catachromase; 2° dans les noyaux âgés, la structure chromosomique devient fort imprécise, formée de filaments presque achromatophiles, tandis que les « caryosomes » dont nous venons de parler sont fortement chromatophiles.

De ces faits, nous pouvons facilement conclure que *la matière dont est constitué l'élément chromosomique n'est pas unique, qu'il existe un substratum achromatophile ou peu chromatophile, substratum imprégné par une autre substance, celle-la chromatophile.* Cette dernière substance, d'*ordinaire*, forme complètement corps avec le substratum, de telle sorte qu'il *semble* que les éléments sont de nature *simple*, mais elle peut dans certains cas, abandonner son support. Cela ne veut pas dire que d'une part la substance imprégnée, d'autre part la substance imprégnante ne peuvent être elles-mêmes des complexes de corps chimiques. Il est en effet probablement sans fondement de croire que la matière chromosomique n'est constituée simplement que de deux corps : *linine* et *chromatine*. Ainsi peut-on dire

(1) Lorsque les noyaux qui renferment ces « caryosomes » se divisent, j'ai remarqué (cela est particulièrement clair chez le *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*) que ces corpuscules sont rejetés, à la métaphase, à la limite du fuseau et du cytoplasme, FIG. **253**, et qu'ils existent de même aux stades de télophase dans le cytoplasme voisin des chromosomes-filles, FIG. **254**. La forme vacuolaire caractéristique qu'ils présentent ne permet guère de confusion avec des éléments chondriosomiques; du reste, dans mes préparations aucune mitochondrie n'était apparente.

(2) Dans quelques espèces, surtout *Dryopteris spinulosa* et *D. Filix-mas*, ils deviennent vacuolisés, FIG. **250**, **251**, **252**; ceci ne se produit qu'exceptionnellement dans le *Woodwardia radicans*, FIG. **246**.

que la substance du nucléole est de la chromatine identique à celle qui imprègne les chromosomes, ou bien une ou plusieurs substances chromosomiques différentes, qui, à la catachromase, servent à la reconstitution des nucléoles et sont reprises, à l'anachromase, par les chromosomes, pour leur édification? Toutes ces questions restent, — et resteront sans doute encore longtemps, — des énigmes.

2. Consistance de l'elément chromosomique. Est-il pourvu d'une membrane?

Les éléments chromosomiques se révèlent à nous comme étant d'une consistance quelque peu *visqueuse* et *fluente*, ainsi que l'ont fait déjà remarquer entre autres Pfeffer (1897), Fischer (1899), Grégoire et Wygaerts (1903, 1904), Melle Fraser et Snell (1911); cette particularité est bien mise en évidence par les faits suivants : l'alvéolisation ou l'étirement qu'ils subissent à la catachromase, les anastomoses qui se développent aussi à ce moment et proviennent d'un accolement et d'un étirement subséquent, les processus de l'anachromase avec les phénomènes de « coulure » qui se produisent dans les différentes parties pour arriver à la constitution des filaments en zigzag, les anastomoses entre chromosomes à la métaphase, représentant sans doute des connexions de néo-formation, l'étirement que l'on constate assez fréquemment aux points d'insertion des chromosomes aves les fibres ou lamelles fusoriales, enfin la facilité avec laquelle ils se laissent gonfler sous l'influence de certains réactifs produisant des empâtements de leur structure.

Toutefois les éléments chromosomiques semblent posséder une certaine *résistance*, au moins pendant quelque temps. Jamais, au tassement polaire, ces éléments ne perdent leur individualité; ils ne se fusionnent pas, ils ne s'aboutent pas les uns aux autres, comme on l'a si souvent prétendu. Nous nous demandons si la matière nucléolaire, se portant sur les chromosomes durant l'anachromase, ne contribuerait pas à assurer à ceux-ci la certaine rigidité qu'on constate chez eux précisément à partir de la fin des processus d'anachromase.

Les chromosomes sont ils pourvus d'une membrane, ou d'une partie externe plus condensée, à un certain moment de leur évolution?

Carnoy (1884), chez les animaux et chez les végétaux (*Paris quadrifolia*, en particulier), en admettait l'existence et se représentait le noyau à l'état quiescent comme renfermant un petit « boyau ou filament tortillé de nucléine », formé d'un étui mince, mais résistant, de matière plastinienne

dans lequel se trouve la nucléine, tantôt occupant tout le boyau, tantôt retirée contre sa paroi, tantôt localisée sous forme de disques superposés.

JANSSENS partage cette opinion dans son étude des Tritons (1901) et, à la télophase, décrit, comme nous l'avons déjà vu, un filament d'origine endogène « appliqué contre la paroi interne de la membrane du boyau nucléinien ». Certains cas de discontinuité des chromosomes lui démontrent également l'existence d'une « membrane très mince qui constitue la gaîne de plastine du boyau nucléinien ». Nous reparlerons dans un instant de cette dernière observation.

Chez les végétaux, seul BOLLES LEE, depuis l'époque de CARNOY, a admis la présence d'une membrane chromosomique, ceci à la suite de son étude sur le *Paris quadrifolia* (1913). Il indique, comme JANSSENS, la transformation catachromasique du chromosome « par condensation de la substance chromosomique, selon une ligne spiralée, en dedans de la membrane du chromosome. Car je suis très porté à croire que ces chromosomes sont revêtus d'une membrane ».

Si la présence d'une membrane peut être mise en doute à l'anachromase, au moment où les chromosomes présentent chez beaucoup d'espèces une surface épineuse, il n'est guère contestable qu'un peu plus tard, lorsqu'ils ont achevé leur condensation, se différencie une partie externe un peu plus résistante, mais qui doit disparaitre ou tout au moins se ramollir durant les processus de catachromase.

Les diverses observations que j'ai faites concernant les cas de solutions de continuité de la substance chromosomique semblent bien plaider en faveur d'une telle interprétation.

### 3. Solutions de continuité de la substance des chromosomes.

Les solutions de continuité de la substance des chromosomes sont, comme nous l'avons vu, fréquentes dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*. J'en ai observé aussi, mais plus rarement, dans les *H. asplenioides* et *demissum*, alors qu'il ne m'a pas été donné d'en rencontrer chez d'autres Hyménophyllacées : *Hymenophyllum fucoides*, *Trichomanes reniforme*, *Colensoi* et *radicans*. Parmi les Polypodiacées, les Osmundacées et les Marattiacées, j'en ai noté dans le *Phyllitis Scolopendrium* forma *crispum*, le *Polypodium vulgare*, l'*Osmunda cinnamomea*, ainsi que dans l'*Angiopteris d'Urvilleana;* mais ce sont là des exceptions. Les espèces des autres familles ne m'en ont fourni aucun exemple (1).

(1) Parmi les Phanérogames que j'ai étudiées, je n'ai observé de solutions de continuité que dans le *Picea excelsa* et le *Galtonia candicans*.

Je rappellerai que cette particularité est visible à la fin de la prophase, mais surtout à la métaphase et à l'anaphase; sans doute se produit-elle au stade des filaments en zigzag, mais l'enchevêtrement et le faible calibre des éléments, à ce moment, constituent un obstacle pour en observer le début.

Le chromosome semble avoir été coupé, comme avec un rasoir, en deux ou plusieurs tronçons, FIG. **27**, **28**, **31**, **36**, **191**, **200**, **219**, **235**; toutefois ces tronçons ne sont pas entièrement libres, puisque l'espace clair qui les sépare est encore limité par une très fine ligne chromatique ou même dans quelques cas FIG. **192**, par un tractus relativement épais. Je ne saurais trop insister sur ce fait que presque jamais le chromosome ne présente une section complète, bien qu'un examen superficiel paraisse l'indiquer, car si la ténuité relative des chromosomes des *Phyllitis Scolopendrium* forma *crispum*, FIG. **219**, *Polypodium vulgare*, FIG. **122**, et *Angiopteris d'Urvilleana*, FIG. **235**, ne permet pas de l'affirmer, par contre il est indiscutable dans les espèces à gros chromosomes; je ne veux pas dire cependant que cette particularité ne puisse exister, comme cela peut-être a lieu dans la partie gauche de l'échancrure du chromosome I de la FIG **192** *(Hymenophyllum tunbridgense)*.

Ce phénomène ne peut dépendre que d'une sorte de rétraction de la substance chromosomique à l'intérieur d'une gaîne du chromosome, celle-ci constituée par une mince couche de condensation périphérique.

Divers auteurs ont signalé tant chez les végétaux que chez les animaux, de semblables solutions de continuité des chromosomes, mais seuls, à notre connaissance, JANSSENS (1901), pour le *Triton punctatus*, et GATES (1920), pour les *Œnothera*, ont décrit, dans certains cas (1), ce que nous avons très

(1) « Les V des couronnes polaires, dit JANSSENS, semblent interrompus à certains endroits, p. e. en B, fig. 80. Il est cependant évident que les blocs B' et B'' appartiennent à un même chromosome. En A, l'interruption existe, mais elle n'est pas aussi complète. On y voit encore, quoique très faiblement, la membrane très mince qui constitue la gaîne de plastine du boyau nucléinien. Pour nous rendre compte de tels phénomènes, nous devons dire *qu'il y a certainement dans les cellules des détails qui n'apparaissent pas et qui cependant existent*. Pour qu'un élément cellulaire apparaisse, il faut 1° qu'il ait des dimensions qui ne descendent pas au-dessous de la limite de la visibilité; 2° s'il a des dimensions convenables, il devra être constitué ou bien par une substance qui prend les matières colorantes que la technique actuelle met à notre disposition, ou bien avoir un indice de réfraction sensiblement différent du milieu dans lequel il se trouve. Supposons que la *gaîne* du *boyau nucléinien* ne remplisse pas ces conditions, nous ne la verrons que quand elle renfermera une substance chromatophile et seulement aux endroits où cette substance sera présente. Nous sommes persuadé qu'à des endroits, comme B et C, fig. 80, l'une de ces conditions ne se trouve pas remplie et nous ne serions pas étonné si c'était la première. Cette membrane doit en effet être d'une extrême finesse. Les fig. 70 et 71, qui montrent des chromosomes à la couronne équatoriale, s'interpréteraient très facilement, si on supposait que les interruptions de chromosomes ne sont qu'apparentes et que leur gaîne existe, mais est invisible ».

nettement observé dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, c'est-à-dire la fine ligne réunissant les parties des chromosomes qui paraissent isolées. Les autres auteurs ne mentionnent pas dans leurs descriptions ni ne figurent dans leurs dessins cette particularité, lorsque les chromosomes somatiques offrent pareillement des solutions de continuité ou scissions transversales, par exemple Grégoire et Wygaerts (1904) pour le *Trillium grandiflorum*, Lundegârdh (1910) pour l'*Allium Cepa*, Melle Fraser et Snell (1911) et Sharp (1914 A) pour le *Vicia Faba*, Kowalski (1904) et Della Valle (1907) pour la larve de Salamandre; tels aussi Rosenberg (1909) et Melle Digby (1914) pour les chromosomes maturatifs du *Crepis virens*, à l'anaphase hétérotypique et homéotypique.

Sakamura (1920) a figuré dans les chromosomes somatiques de plusieurs espèces (*Triticum monococcum*, *Fritillaria camtschatensis*, divers *Vicia*, *Lathyrus vernus*, *Lens culinaris*, *Pisum sativum*), — et il signale aussi cette particularité pour les chromosomes maturatifs, — des étranglements qui peuvent se trouver localisés soit au point d'insertion fusoriale soit en d'autres places; Gates (1920) a fait des constatations semblables pour les chromosomes des *Œnothera*. De mon côté, j'ai pu observer des aspects identiques au point d'insertion de certains chromosomes de l'*Hymenophyllum tunbridgense*; ceux du *Pisum sativum* subsp. *hortense* et surtout du *Listera ovata* m'en ont offert des exemples beaucoup plus démonstratifs.

Della Valle, dans le mémoire qu'il a consacré aux chromosomes en tétrades des noyaux somatiques et aux scissions transversales (1907), considère ces dernières comme résultant de l'effet d'une répulsion mutuelle des éléments chromatiques de chromosomes insuffisamment organisés, qui tendent à constituer des groupements de moindre importance.

Cette segmentation des chromosomes, dont la cause est, à mon avis, ou bien (dans le cas des éléments des Filicinées) l'inégalité de répartition de la substance chromatique à l'intérieur de la gaine d'enveloppe, — celle-ci pouvant alors dans quelques cas, sans doute assez peu fréquents, arriver à se briser complètement, — ou bien (dans le cas de chromosomes étranglés) un étirement produit dans des chromosomes de nature plus fluente que les autres, me semblerait une tendance manifeste chez certaines espèces à l'individualisation de microchromosomes. D'autre part, ces faits pourraient peut-être militer en faveur de cette idée que chaque chromosome est réellement composé d'une réunion d'entités d'ordinaire intimement associées les

unes aux autres, mais pouvant parfois, sous l'influence de causes pathologiques, comme le pense Della Valle, devenir isolées.

Je dois rappeler l'aspect singulier que j'ai observé dans quelques chromosomes métaphasiques de l'*Hymenophyllum demissum*, fig. **41**, dont la substance est ou bien disposée en masses irrégulières, faisant songer un peu à la spiralisation endogène décrite par Janssens (1), ou bien pour ainsi dire segmentée.

Peut-être faut-il voir là, comme dans les cas précédents, l'effet d'une inégalité de répartition de la substance chromosomique à l'intérieur de la gaine du chromosome, qui ici se montre avec la plus grande netteté. Ces aspects, à mon avis, ne doivent pas être imputés à l'action du fixateur, puisque des chromosomes de la même plaque équatoriale offrent le facies qu'ils présentent d'habitude, mais bien à une insuffisance de la substance chromosomique, qui ne remplit plus le « boyau ».

## CHAPITRE VI.

## La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées. L'autonomie et le nombre des chromosomes.

### § I. La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées.

Il m'a paru utile de réunir en un tableau tous les nombres chromosomiques (diploïdiques) connus des Filicinées, ce qui peut permettre plus facilement de rechercher s'il existe des relations entre ces nombres. Je n'ai pas mentionné les chiffres donnés pour certaines formes aposporiques-apogames.

| Nombres diploïdiques | ESPÈCES |
|---|---|
| 8 | *Salvinia natans.* |
| 16 | *Salvinia natans.* |
| 24 (nombre probable) | * *Hymenophyllum tunbridgense* (2). |
| 26 | * *Pilularia globulifera.* |
| 32 | *Marsilea Drummondii, M. elata, M. hirsuta, M. macra, M. nardu,* * *M. quadrifolia, M. vestita.* |
| 40 (20×2) | *Osmunda regalis* var. *palustris* forma *aurea.* |

(1) Comparer en effet la fig. précitée avec la fig. 80 du mémoire de Janssens (1901).

(2) Les espèces dont les noms sont précédés d'un astérisque ont été étudiées par moi-même.

| Nombres diploïdiques | ESPÈCES |
|---|---|
| 42 (nombre probable) | * *Leptopteris superba* |
| 44 | * *Osmunda regalis* var. *obtusiuscula* et var. *Plumieri*, *O. cinnamomea*. |
| 48 | * *Azolla caroliniana*. |
| env. 48 | * *Salvinia natans*. |
| 60 | * *Pteris cretica*. |
| env. 62 | * *Adiantum capillus-Veneris*. |
| 64 | *Cystopteris fragilis*, *Onoclea sensibilis*, *Fadyenia Hookeri*, * *Phyllitis Scolopendrium*, *Ph. Scolopendrium* × *Ceterach officinarum*, *Asplenium marinum*, * *Woodwardia radicans*, « *Adiantopsis capensis* », * *Pteris dentata*, *P. tremula*, *Pteridium aquilinum* — * *Salvinia auriculata*. |
| env. 72 | * *Polypodium aureum* — * *Marattia fraxinea*. |
| entre 76 et 80 | *Athyrium Filix-femina*. |
| env. 80 | *Trichomanes trigonum* — * *Pteris cretica* var. *albo-lineata* — * *Angiopteris evecta*, * *A. d'Urvilleana*. |
| env. 90 | * *Saccoloma domingense* — * *Lygodium japonicum*. |
| env. 92 | * *Dennstædtia cornuta*. |
| entre 80 et 120 (entre 40×2 et 60×2) | *Helminthostachys zeylanica*. |
| env. 110 | * *Pteris multifida*. |
| env. 114 | * *Adiantum cuneatum*. |
| env. 120 | *Alsophila excelsa* (env 60×2) — * *Pteris cretica* var. *Ouvrardii*. |
| env. 124 | * *Asplenium Adiantum-nigrum* subsp *nigrum* var *argutum*. |
| entre 120 et 130 | *Dryopteris hirtipes*, *Polystichum falcatum* (entre 60 et 65×2), *Adiantum cuneatum*, *Pteris tremula* |
| env. 130 | * *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata* et var. *Borreri*, * *D spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*. |
| 128 et 132 | *Dryopteris mollis*. |
| env. 140 | * *Ceratopteris thalictroides*. |
| env. 138 | * *Alsophila excelsa*. |
| env. 144 | *Dryopteris Filix mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* (« *Lastrea pseudo-mas* »), * *Oleandra articulata*. |
| env. 160 (80×2) | *Polystichum falcatum*. |
| env. 180 (env. 90×2) | *Polypodium vulgare* (type et forma *cornubiense*). |
| env. 190 | * *Pteris tremula*. |
| entre 190 et 210 (entre 95 et 105×2) | × *Polypodium Schneideri*. |
| entre 200 et 240 (entre 100 et 120×2) | *Ophioglossum reticulatum* |

L'étude du nombre chromosomique chez les Filicinées conduit en particulier aux constatations suivantes :

1° Le nombre diffère de famille à famille, de genre à genre et d'espèce à espèce d'un même genre.

Si parfois un même nombre paraît propre à un genre, par exemple celui de 32 (diploïdique) pour les *Marsilea* (STRASBURGER, 1907), la plupart du temps il n'est pas identique chez les diverses espèces d'un genre. Je citerai entre autres les *Adiantum*, *Pteris*, *Polypodium*, *Salvinia*.

2° Le nombre diffère parfois pour des races d'une même espèce, comme le *Pteris cretica*. Dans l'*Osmunda regalis* var. *obtusiuscula* et *Plumieri*, le nombre diploïdique est de 44 et dans le var. *palustris* (forma *aurea)* 20×2 [ce dernier chiffre d'après Melle DIGBY (1919)]. J'ai précédemment indiqué qu'il paraît en être de même chez le *Pteris tremula* et chez le *Salvinia natans*. Tout au moins cette dernière plante ne semble pas être variable dans ses caractères externes et les trois races, comportant des nombres différents, doivent correspondre à des races uniquement *cytologiques*. Ces cas sont peut-être plus fréquents qu'on ne le suppose, bien que la littérature botanique n'en comporte encore aucun exemple.

Ainsi que le remarque fort justement WINGE (1917), lorsqu'il s'agit de rechercher, dans des cas critiques, les relations possibles entre des unités systématiques assez voisines, le nombre chromosomique pourra apporter un argument final important.

Il serait bien prématuré d'essayer, avec la faible quantité de renseignements que nous possédons, de définir des relations entre les nombres chromosomiques dans le groupe des Filicinées, comme l'a tenté WINGE (1917) pour certaines familles de Phanérogames. En effet, les données ne sont pas assez nombreuses dans chaque famille et les chiffres ne sont presque toujours qu'approximatifs. Pour mener à bien cette étude qui présenterait de grandes difficultés, cela est certain, il serait nécessaire d'effectuer des numérations haploïdiques (bien plus sûres que les numérations diploïdiques dans la majorité des cas) sur le plus grand nombre d'espèces qu'il sera possible.

La connaissance des caractéristiques numériques des espèces sera importante, car elle constituera un élément d'appréciation dans la recherche des affinités génétiques. Dans le cas du *Pteris cretica* var. *Ouvrardii*, par exemple, nous pensons que le nombre double de chromosomes n'a pas pour origine une segmentation transversale ni longitudinale des chromosomes de la forme normale, car les chromosomes de la forme géante paraissent avoir

un calibre et une longueur sensiblement identiques à ceux offerts par le type. Le nombre a pu doubler soit par la fusion de deux lots chromosomiques (au début de la segmentation de l'œuf, ou, comme le décrit Melle ALLEN (1911) pour le *Polystichum falcatum* et STEIL (1919) pour le *Dryopteris hirtipes*, dans les cellules sporogoniales), soit par l'absence de réduction, soit par le fait d'une aposporie accidentelle non suivie d'apogamie, le cycle de la plante ayant repris son cours normal après l'aposporie.

## § II. L'autonomie et le nombre des chromosomes.

La thèse de l'autonomie des chromosomes, admise depuis quelque temps par la plus grande partie des cytologistes, a été ces dernières années vivement battue en brèche. Cette thèse peut se résumer en quelques mots : *les chromosomes sont des unités organiques qui conservent leur autonomie durant tout le cours d'une cinèse et se continuent d'une cinèse à l'autre, sans perdre leur individualité.*

VON TELLYESNICZKY, DELLA VALLE, CHAMPY, entre autres, pensent au contraire, comme nous l'avons vu, que les chromosomes subissent une dissolution pour ainsi dire complète à la télophase et par la suite se reforment « *de novo* » au début de la prophase aux dépens d'un liquide à peu près homogène, de telle sorte qu'il n'existe aucune continuité morphologique entre les éléments chromosomiques d'une télophase et ceux de la prophase suivante. DELLA VALLE admet toutefois que dans les cas, — sans doute fort rares, — où *la période interphasique n'est pas d'une durée suffisamment longue*, il peut exister une continuité génétique plus ou moins parfaite entre les chromosomes de divisions successives, due à ce que ces chromosomes ne subissent pas une dissolution complète : les résidus chromosomiques agissent alors comme points de condensation.

FARMER (1907) nie également la persistance des chromosomes, bien que ne concevant pas une dissolution générale des éléments chromosomiques à la catachromase, mais seulement une dissociation de leurs constituants, linine et chromatine, la première persistant à l'état de réseau, la seconde demeurant en réserve dans les nucléoles. « Ils (les chromosomes) peuvent être comparés, dit le cytologiste anglais, aux jeux qui sont successivement distribués d'un paquet de cartes : chaque nouveau jeu, pour ce qui est du nombre de cartes, peut-être semblable, mais non réellement identique à ceux des jeux précédents. Ainsi les chromosomes qui réapparaissent à cha-

que division pourront être semblables, mais ce ne sont pas *nécessairement* les mêmes que ceux de la précédente division ».

Dans son étude du *Crepis virens*, Melle Digby (1914) n'admet pas non plus la permanence des chromosomes et prétend que leur morcellement en granules, à la télophase, rend impossible une relation individuelle entre les chromosomes télophasiques et les agrégats chromatiques que l'on constate au stade « quiescent »; ces derniers sont formés « *de novo* » par concentration progressive de la chromatine (1).

Enfin les conclusions des auteurs qui attribuent à certains chromosomes, au moins, une origine nucléolaire (Georgevitch, 1908) sont encore incompatibles avec l'autonomie chromosomique.

J'ai déjà critiqué quelques-unes de ces opinions au cours de ce mémoire.

1. Rappelons que dans les nombreuses plantes que nous avons étudiées, on ne constate nulle part une dissolution complète de la substance des chromosomes; au contraire, nous avons toujours pu suivre *progressivement* les différents termes de passage depuis le tassement polaire jusqu'au noyau anachromasique. Tous nos objets se sont montrés *extrêmement probants :* là où les chromosomes s'alvéolisent, n'avons-nous pas pu reconnaître, au sein du noyau, à la période interphasique, dans certaines espèces, les bandes en lesquelles ils se sont transformés? dans les plantes où les chromosomes ne subissent aucune alvéolisation, comme le *Pteris cretica* et autres Polypodiacées, n'avons-nous pas retrouvé jusque durant l'interphase les alignements parallèles que les filaments présentaient antérieurement? n'avons-nous pas revu dans le × *Polypodium Schneideri* les deux sortes de filaments provenant d'une évolution catachromasique différente, les uns épais, les autres minces et moniliformes? n'avons-nous pas retrouvé enfin dans l'*Azolla caroliniana* et le *Salvinia auriculata* le corps des chromosomes à peu près intact, sous forme de petites masses?

2. Dans tous les cas envisagés, les chromosomes, durant les processus catachromasiques, restent distincts les uns des autres; nous n'avons jamais en effet observé la formation d'un spirème continu. Les figures d'*Hymenophyllum*, de *Leptopteris*, d'*Osmunda*, et surtout d'*Azolla* et de *Salvinia*, ne laissent aucun doute à cet égard. Il en est de même, dois-je ajouter, pour

(1) Farmer et Melle Digby paraissent s'être ralliés depuis lors à la thèse de la persistance des chromosomes, car dans leur mémoire de 1914 ils disent : « *Such a view accords with the belief, well founded in many instances and perhaps generally true, that the chromosomes do persist as separate entities during the so-called resting stage of the nucleus* ».

l'*Allium Cepa*, où cependant Melle MERRIMAN (1904) et REED (1914) ont décrit des fusions entre les extrémités libres des chromosomes (1). Dans les espèces à chromosomes grêles, l'absence d'un aboutement entre chromosomes est, comme je le disais à propos du *Pteris cretica*, aussi manifeste, bien que les aspects soient moins démonstratifs que dans les plantes citées plus haut. Le tassement polaire est parfois très compact et, si la fixation a été défectueuse ou si la régression n'a pas été conduite à point, les chromosomes semblent s'être fusionnés en une masse unique, ainsi que l'ont faussement indiqué entre autres LAWSON (1903) pour l'*Equisetum limosum* et WAGER (1904) pour le *Phaseolus vulgaris*.

3. A partir du début de l'anachromase, nous suivons aussi progressivement une évolution des éléments chromosomiques inverse de celle de la catachromase. Dans les espèces à chromosomes alvéolisés, nous voyons le passage des bandes aux filaments en zigzag, bandes qui sont exactement les mêmes que celles de la catachromase, mais demeurées un instant moins évidentes; là où les chromosomes ne s'alvéolisent pas, nous assistons soit à une concentration graduelle de filaments moniliformes, soit, comme dans les *Azolla* et *Salvinia*, à un simple et assez faible allongement des éléments. Il n'y a là, nulle part, rien de commun avec les vues de DELLA VALLE (1912), les modifications anachromasiques ayant, suivant cet auteur, la valeur de l'apparition d'une nouvelle phase, qu'il compare à un gel ou à une précipitation de cristaux dans une solution, à partir d'un liquide homogène préexistant. La substance des chromosomes, lorsque ceux-ci sont à l'état de filaments en zigzag, serait, selon ses dires, composée d'une association hélicoïdale de cristaux fluents. C'est là « *un ciclo assolutamente fantastico* », — pour employer une expression de DELLA VALLE lui-même contre la thèse de Melle BONNEVIE, — puisque dans les espèces que nous avons étudiées, de même que l'avaient déjà fait remarquer pour d'autres GRÉGOIRE (1913) et SHARP (1914 A), nous assistons à l'évolution graduelle de la structure des bandes chromosomiques en filaments zigzagant ; il nous parait tout à fait inutile d'insister davantage sur cette question qui ne peut laisser subsister aucun doute dans l'esprit.

4. Ainsi que je le disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, l'existence d'éléments discontinus durant l'anachromase n'est guère perceptible au stade où les chromosomes sont très longs, mais

(1) SHARP (1914 A) a montré que dans le *Vicia Faba*, contrairement à l'opinion émise par Melle FRASER et SNELL (1911), les chromosomes demeurent indépendants et ne subissent aucun aboutement.

il l'est bien dans les dernières périodes de cette évolution. A mon avis, il est tout à fait illogique d'admettre que les chromosomes, qui restent manifestement indépendants au cours des processus de catachromase, se soudent bout à bout à l'anachromase, d'autant plus que la chose ne se produit certainement pas dans le cas de petits chromosomes. D'autre part la constance du nombre des chromosomes, qui est un fait réel, comme nous le verrons tout à l'heure, constitue un argument sérieux en faveur de cette manière de voir, le « spirème », s'il était continu, pouvant se segmenter d'une façon variable et non pas toujours précisément aux points de soudure. Je sais bien que l'on pourrait soutenir, avec Boveri (1888), que les segments chromosomiques resteraient distincts, mais seraient simplement collés bout à bout et non confondus, et n'auraient qu'à se séparer ultérieurement; en admettant cette dernière hypothèse, qui semble fort peu fondée, l'individualité des chromosomes ne serait dès lors nullement perdue. S'ils s'unissent, cela se produirait justement au moment où ils constituent de longs filaments, d'allure capricieuse, prêts à se diviser en long, puisqu'avant et après ce stade (surtout après) il est hors de doute qu'ils sont discontinus. Or, c'est précisément la longueur de ces filaments et leur enchevêtrement qui doivent nous empêcher d'en voir les extrémités libres. Je ne crois pas qu'il existe chez aucune espèce, aussi bien au cours de la cinèse somatique que dans les cinèses maturatives, un système chromosomique continu. Les observations de Bolles Lee (1913) sont en particulier fort démonstratives à cet égard, puisque, chez le *Paris quadrifolia*, il a reconnu, après un examen minutieux à l'objectif O. N. 1,40, que le « spirème » de cette plante était réellement discontinu, bien qu'à première vue il semblât continu. Dans le *Crepis virens*, Beer (1912) et de Smet (1914) ont constaté très clairement qu'il n'y avait pas de filament continu et que « même au stade de bandes spongieuses, bien qu'il soit impossible, par la nature même du stade, de délimiter six formations distinctes, on peut déjà néanmoins reconnaitre des extrémités libres » (de Smet, p. 11).

En définitive, *nous ne voyons donc à aucun moment, soit au tassement polaire et au cours des processus de la catachromase, soit enfin durant l'évolution anachromasique, qu'il y ait perte de l'individualité des chromosomes :* aucune dissolution complète entre deux cinèses, aucun aboutement entre eux, et combien dès lors est inexacte cette phrase de Champy (1913) : « Je pense avec Della Valle qu'ils (les chromosomes) ne sont pas plus des individualités que les cristaux que l'on produit au sein d'une solution saline ».

Sans doute, le chromosome ne subsiste point toujours tel qu'il est, sa forme se modifie, il s'alvéolise, il s'allonge, il s'anastomose avec ses voisins, il s'accroît, mais il persiste cependant en tant qu'*individualité*.

5. La permanence des chromosomes entraîne forcément la *permanence de leur nombre*. Cette dernière question n'a pas été, elle aussi, moins controversée, comme nous l'avons vu.

Je ne veux pas mettre en doute la présence de nombres différents mentionnés par les auteurs, mais il est fort probable que, dans bien des cas, ces constatations doivent s'expliquer par des erreurs de numération.

Pour ce qui est des Filicinées, j'ai déjà indiqué qu'il était presque impossible d'arriver à une numération strictement exacte et je ne puis guère admettre comme *réellement démontrées* les variations numériques de faible amplitude qui ont été signalées chez ces plantes, tout au moins dans les noyaux somatiques. Ainsi toutes les figures que j'ai observées dans mon matériel de *Dryopteris mollis*, — fixé au liquide de Benda, — ne m'ont pas permis de contrôler les assertions de Yamanouchi, à savoir qu'il existait *constamment* tantôt 128 chromosomes, tantôt 132. Je crois qu'il est presque impossible de pouvoir effectuer une numération exacte des chromosomes somatiques de cette espèce : les figures sont extrêmement embrouillées, et ce qui rend la numération pour ainsi dire illusoire au centre des plaques métaphasiques, c'est la présence de chromosomes à insertion médiane redressés d'un même côté du plan équatorial.

Au cas où des nombres divergents seraient vraiment établis *dans une même forme*, il faudrait songer avant tout à des variations accidentelles, provoquées soit par le passage de chromosomes entiers vers les pôles, soit par des fusions nucléaires, soit encore par des segmentations de chromosomes. En effet, les seules variations numériques qui ont été réellement constatées chez les Phanérogames s'expliquent aisément par de pareils accidents, en particulier de synkaryons que l'on constate dans l'endosperme (Strasburger, Tischler, Němec, Dixon, Saame, Rosenberg, Ernst, Buscalioni, etc.), ou dans les cellules du tapétum (Bonnet, Winge) (1), plus rarement dans les méristèmes (2); d'autres variations peuvent encore intéresser des

(1) Bonnet (1911 a et 1912) a rencontré, en particulier dans le tapétum du *Yucca gloriosa*, des noyaux didiploïdiques, tétraploïdiques, etc. Le synkaryon résultant de la fusion de deux noyaux peut se diviser caryocinétiquement et engendrer deux noyaux-filles; ceux-ci peuvent encore se fusionner entre eux, et ainsi se forment des synkaryons très polyploïdes. Winge (1914) a observé des faits identiques dans le tapétum des *Humulus*.

(2) J'ai pu notamment, dans une coupe de racine de *Galtonia candicans* (préparation appartenant à M. le Professeur Grégoire), voir une remarquable métaphase syndiploïdique où j'ai compté environ 48 chromosomes.

noyaux de tissus appelés à dégénérer, comme dans les antipodes du sac embryonnaire.

Enfin, j'admettrais des variations possibles lors du développement aposporique-apogame, ainsi que l'ont signalé chez quelques Fougères FARMER et Melle DIGBY (1907), la non-production d'une réduction chromatique pouvant amener évidemment une certaine perturbation dans l'organisme. Sans doute, des chromosomes, au lieu de se dédoubler en leurs moitiés, peuvent passer en entier vers les pôles, je le disais tout à l'heure, ce phénomène étant plus facilement réalisable chez les Filicinées que partout ailleurs, car les moitiés longitudinales sont la plupart du temps pour ainsi dire coalescentes à la fin de la prophase de même qu'à la métaphase, et par suite également du grand nombre de chromosomes, ce qui peut gêner la séparation des moitiés-filles.

Ceci posé, l'hypothèse de l'individualité des chromosomes, qui me semble non point une hypothèse, mais un fait réel, n'est nullement ébranlée par ces cas de variations de nombre.

Certainement la théorie de DELLA VALLE, celle de la fluctuation du nombre, n'est pas l'expression de la réalité. Les Filicinées que j'ai étudiées se prêtent évidemment assez mal à la constatation de la constance mathématique du nombre des chromosomes (1). Cependant la numération haploïdique que j'ai reprise de l'*Osmunda regalis*, espèce à propos de laquelle SMITH (1900) disait que certainement l'idée de la constance du nombre, couramment admise alors, ne pouvait être maintenue, a été loin de me convaincre, tout au contraire (2). Les diverses numérations de *Pilularia globulifera* que j'ai effectuées ne m'ont montré aucune variation de nombre. Dans les figures très claires, il y avait toujours 26 chromosomes, dans d'autres plus embrouillées, ainsi que je l'ai dit précédemment, je n'ai trouvé non plus aucun indice de l'existence d'un nombre différent. En effet, il y aurait réellement variation si, par exemple, dans une figure, on comptait au maximum 24 chromosomes, en envisageant comme deux chromosomes deux éléments qui n'en constituent peut être qu'un seul, et si, dans une autre figure,

(1) L'examen d'un riche matériel de racines appartenant au *Pisum sativum* subsp. *hortense*, qu'a bien voulu me confier le R. P. MENCHACA, m'a permis de constater chez cette sous-espèce, — tout au moins dans une variété culturale déterminée, — une constance absolue du nombre chromosomique; ainsi sur 35 numérations effectuées à la métaphase j'ai obtenu 35 fois le chiffre de 14.

(2) Quant aux variations signalées par STRASBURGER (1900) dans le prothalle, il est difficile de les concevoir au cours d'une évolution cellulaire si courte: une nouvelle étude à cet égard montrerait très probablement l'inexactitude de cette assertion.

on comptait au minimum 26 chromosomes, en considérant comme unique un élément qui pourrait être formé de deux chromosomes. Cela je ne l'ai jamais constaté, ni dans le *Pilularia*, ni dans aucune autre Fougère.

En dehors des variations anormales, le nombre des chromosomes est indubitablement constant dans une *forme systématique* donnée (je ne dis pas une *espèce)*; presque tous les cas cités par Della Valle peuvent rentrer dans la catégorie des variations anormales, variations que j'énumérais tout à l'heure. Cet auteur invoque à l'appui de sa thèse l'approximation des numérations qui ont été faites, mais c'est justement parce que ces numérations sont *forcément approximatives* que l'on ne peut, dans la majorité des cas, indiquer un nombre précis.

D'autre part, comment expliquer que de la masse chromatique informe, qu'il admet, naisse toujours un nombre de chromosomes à peu près identique, tout au moins ne variant que dans un cycle restreint, comme il le reconnait lui-même? Cela serait dû, d'après lui, à une constance des conditions physico-chimiques. Il me paraît difficile d'étayer cette assertion de preuves expérimentales. Par contre ne pourrait-on pas se demander si les conditions physico-chimiques sont bien les mêmes dans le méristème d'une racine que dans celui d'une tige ou d'une feuille, organes se développant dans des milieux le plus souvent totalement dissemblables, qui offrent des différences au point de vue des élaborations chimiques et qui cependant renferment dans les noyaux de leurs cellules un nombre identique de chromosomes.

Rien ne m'a permis, chez les Filicinées, de démontrer la généralité et le bien-fondé de la théorie de Baccarini (1908), à savoir que les granulations chromatiques que l'on observe dans les noyaux au repos seraient des unités essentielles, tandis que les chromosomes représenteraient des agrégats d'ordre supérieur, dont la constance numérique deviendrait alors relative.

Il est tout à fait inadmissible de considérer les « granulations », observées aussi bien dans les espèces à bandes alvéolisées que dans celles pourvues de filaments simples comme des *unités essentielles*; nous savons en effet, — et je l'ai répété maintes fois au cours de ce mémoire, — que ces « granulations » représentent uniquement des parties plus épaissies des tractus chromosomiques; par leur origine, le nombre de ces « granulations » est *a priori* quelconque. Examinons encore un autre cas, celui des *Azolla* et *Salvinia*. Je n'ai pu effectuer une numération exacte des « granules » que l'on observe dans les noyaux interphasiques de ces plantes, mais il m'a semblé

qu'ils n'étaient pas en nombre nettement inférieur ou nettement supérieur à celui des chromosomes définitifs; ce ne sont, en effet, que les chromosomes télophasiques eux-mêmes, moins quelques tractus anastomotiques.

Une nouvelle étude du *Cynomorium coccineum*, espèce sur laquelle est basée la thèse de Baccarini, présenterait un grand intérêt; elle prouverait sans doute que cette plante, comme bien d'autres, ne fait pas exception à la règle de constance du nombre chromosomique dans les cas normaux.

## CONCLUSIONS.

Les recherches que j'ai effectuées sur les Filicinées, tout en montrant que les processus d'évolution chromosomique somatique de ces plantes ne présentent pas de différences sensibles avec ceux observés chez les autres végétaux supérieurs, m'ont permis de découvrir, confirmer ou préciser un certain nombre de données concernant des points importants, encore discutés, et, d'autre part, elles m'ont fourni l'occasion d'examiner, sur des bases élargies, la valeur de plusieurs théories générales.

Toutefois il faut bien reconnaître qu'il reste encore des questions à résoudre et que plusieurs points demandent des investigations plus étendues, investigations devant surtout viser à enrichir, par l'examen de quantité d'espèces, sous-espèces et races, le tableau des nombres et dimensions chromosomiques et à rechercher leurs valeurs caractéristiques dans les différentes familles et tribus. En ce qui concerne les processus mêmes de l'évolution chromosomique, je ne pense pas que l'étude des Filicinées, poursuivie d'une façon encore plus ample que je ne l'ai faite, puisse amener quelque éclaircissement sur ce qu'il ne m'a pas été donné d'élucider entièrement : on n'y rencontrera pas, croyons-nous, des figures plus variées et plus claires; d'autres groupes végétaux seraient sans doute plus favorables.

Je ne saurais trop souligner l'importance que présente l'étude de la caryocinèse somatique avant d'aborder celle des cinèses de maturation : on ne peut en effet être fixé sur la signification exacte des processus s'accomplissant au début de la prophase hétérotypique que si les précédents ne sont parfaitement connus, - et ils sont loin de l'être, à en juger par les travaux récents publiés sur cette question et par les thèses parfois très divergentes auxquelles se rallie tel ou tel auteur.

En manière de conclusions, je vais résumer les résultats de mes observations et les interprétations que j'ai pu en déduire.

I. L'évolution chromosomique affecte chez les Filicinées quatre modalités dont les particularités sont les suivantes :

1° Chromosomes gros; catachromase avec alvéolisation; bandes anachromasiques donnant naissance à des filaments en zigzag (Hyménophyllacées en majorité, Osmundacées).

2° Chromosomes allongés, grêles; catachromase sans alvéolisation, comportant un étirement des chromosomes; évolution anachromasique par simple concentration (Cyathéacées, Polypodiacées en majorité, Parkériacées, Schizéacées, Gleichéniacées, Marsiléacées, Ophioglossacées).

3° Chromosomes allongés, grêles, comme dans le second type, mais avec catachromase procédant par une alvéolisation très étroite, processus qui peut parfois se trouver en outre associé d'une manière variable à une non-alvéolisation; évolution anachromasique par bandes et filaments en zigzag ou par concentration comme dans le second type *(Trichomanes radicans, Blechnum occidentale*, Marattiacées).

4° Chromosomes petits, se présentant sous une forme sphérique ou ovalaire dans les noyaux interphasiques, mais subissant un léger allongement au cours de l'anachromase; pas d'alvéolisation à la catachromase *(Azolla, Salvinia)*.

Il résulte de là que ces « types » ne sont pas absolument tranchés, les objets à chromosomes grêles et étroitement alvéolisés devant être considérés, au point de vue actuel, comme un terme de passage entre le cas des gros chromosomes alvéolisés et celui de chromosomes grêles, non alvéolisés. Des transitions existent aussi, toutefois assez peu marquées, entre le type à chromosomes allongés et celui à chromosomes petits et courts.

Ces différentes modalités se retrouvent toutes chez les Phanérogames. Bien plus on peut même constater chez ces plantes une modalité encore plus réduite du type court (Cypéracées) et des termes de passage plus nombreux, de telle sorte que l'étude des plantes supérieures montre l'existence d'une série presque ininterrompue de « types » chromosomiques.

Il ne semble pas que ces modalités soient caractéristiques d'un groupement systématique étendu, ni influencées par des conditions biologiques spéciales. Une espèce est même susceptible d offrir à la fois deux processus dans des tissus différents, bien plus ils peuvent être réalisés dans un même noyau (alvéolisation et non-alvéolisation chez les *Alsophila Marshalliana, Phyllitis Scolopendrium, Polypodium vulgare, Blechnum occidentale)*, mais en général il y a prédominance marquée de l'un d'entre eux.

II. Dans tous les cas, les chromosomes, parvenus au pôle, se serrent les uns contre les autres (tassement polaire), mais sans perdre leur individualité. Ce tassement n'est pas un artifice de fixation, cependant il peut être exagéré par certains fixateurs ; il s'explique tout naturellement par ce fait que les chromosomes se trouvent resserrés aux extrémités du fuseau, qui sont toujours plus ou moins étroites. Bientôt les chromosomes entrent dans la période de télophase, pendant laquelle ils subissent, chez le plus grand nombre des espèces, après s'être écartés les uns des autres dans le noyau-fille au sein de l'enchylème nucléaire, une sorte de *dislocation partielle* qui caractérise essentiellement les phénomènes de *catachromase*.

III. 1. Le processus d'alvéolisation des chromosomes n'est pas, à mon avis, un creusement, mais bien une sorte de dislocation partielle, ainsi que je viens de le dire, une dispersion de la substance chromosomique qui se répartit inégalement, surtout sur les bords du chromosome et selon des lignes délimitant des aires claires ou faiblement teintées apparaissant comme des alvéoles. Lorsque les chromosomes sont assez grêles, les alvéoles sont très étroits.

L'alvéolisation n'a pas, à mon avis, pour cause initiale une imbibition des chromosomes par le liquide nucléaire, puisque le phénomène paraît débuter par leur portion centrale, ce que l'on constate parfois dès le tassement polaire.

Les espaces situés entre les parois alvéolaires représentent soit une partie d'un substratum achromatophile du chromosome ou encore contiennent un liquide sécrété par le chromosome. Nous n'avons pu trancher la question, mais il nous semble que la seconde supposition est la plus plausible.

L'enchylème nucléaire tire son origine, selon toute vraisemblance, de celui du noyau-mère, suc existant entre les lamelles du fuseau dans lequel plongent les chromosomes. Il présente, dès son début, une teinte grisâtre (ceci dans toutes les espèces), teinte qui disparaîtra au cours des processus d'anachromase.

2. Les aspects des bandes alvéolisées ne peuvent s'interpréter comme représentant une « spiralisation », mais parfois l'ensemble de plusieurs portions de parois ou travées des bandes offrant une certaine épaisseur paraissent dessiner des fragments de spirale. Dans quelques cas *(Trichomanes radicans)*, des bandes évoluent sans doute rapidement en filaments flexueux, phénomène qui n'a lieu ordinairement qu'à l'anachromase.

3. Les aspects observés ne sont également pas ceux d'un clivage longitudinal du chromosome, clivage qui préparerait les deux moitiés-filles de la cinèse suivante.

IV. Dans les cas de non-alvéolisation et de chromosomes allongés et grêles, ceux-ci ne subissent qu'un étirement et il en résulte une structure moniliforme avec parties plus minces et parties plus épaissies. Ces dernières ne constituent pas des granules indépendants.

V. D'autre fois *(Azolla, Salvinia)* les chromosomes conservent, à quelque chose près, la forme courte qu'ils possédaient lors du tassement polaire.

VI. Le × *Polypodium Schneideri*, hybride des *P. aureum* et *vulgare* forma *cornubiense*, offre un curieux dimorphisme de ses éléments chromosomiques : les uns, moins nombreux, ont la forme de cordons assez épais, les autres celle de filaments grêles et moniliformes. Les cordons épais correspondent très probablement aux chromosomes du *P. aureum*, qui, transportés dans un milieu qui n'est pas le leur, subissent de ce fait une évolution spéciale, un processus de catachromase différent de celui qu'ils présentent dans leurs propres noyaux. La particularité offerte par l'hybride, particularité sans précédent, ne concerne que les noyaux télophasiques et interphasiques et ne se retrouve plus aux autres stades.

VII. Les éléments chromosomiques ne composent pas, par aboutement, un spirème continu, durant les processus de catachromase, mais, dans toutes les espèces, ils sont unis latéralement par des anastomoses. Celles-ci paraissent provenir d'un étirement de la substance des chromosomes demeurés en contact au tassement polaire et non de connexions pseudopodiques. Ce processus ne joue aucun rôle au point de vue cinétique et ne doit pas contribuer à l'alvéolisation des chromosomes. L'alvéolisation, en effet, se produit assez fréquemment avant qu'il ne se forme des anastomoses; d'autre part la traction qu'elles sont capables d'imprimer aux bords des chromosomes semble bien faible par suite de leur nature; enfin, dans beaucoup d'espèces où il n'existe pas d'alvéolisation, les chromosomes sont cependant anastomosés.

VIII. Pendant la catachromase apparaissent les nucléoles. Dans tous nos objets, ils naissent « *de novo* » et, selon toute vraisemblance, doivent leur origine à un écoulement de substance à partir des chromosomes. La pré-

sence, dans beaucoup de cas, d'une symétrie nucléolaire des deux noyaux-filles, symétrie par rapport à un plan passant par la jeune membrane cellulaire et marquée non seulement dans la localisation des gouttelettes, mais aussi dans leur forme et dans leur dimension, paraît bien indiquer qu'il existe une relation entre chromosomes et nucléoles. Nous ne savons pas encore si la substance chromosomique qui fournit les nucléoles est une substance spéciale, mais cela est probable; en tous cas la chromatine chromosomique ne paraît pas abandonner en ce moment son substratum pour se porter toute entière sur les nucléoles, ainsi que le prétendent certains auteurs.

IX. Le passage de la structure des noyaux télophasiques à celle des noyaux interphasiques se fait d'une façon insensible par un allongement des chromosomes et une répartition plus régulière de leur substance. Dans le cas de bandes alvéolisées, je n'ai observé dans aucune espèce (et en particulier dans les *Osmunda*) qu'il pourrait se produire un écartement tel qu'il donnerait naissance à des filaments divergents.

X. Dans les noyaux des méristèmes, aux phénomènes catachromasiques peuvent succéder sans interruption ou après une courte interruption les phénomènes anachromasiques. Ce point culminant des transformations chromosomiques, marquant le moment où les phénomènes vont s'invertir, est l'*interphase*. On doit réserver le nom de *noyaux quiescents* à ceux des zones sous-méristématiques, dans lesquels le repos cinétique est de longue durée ou complet.

A l'interphase, le noyau contient des éléments chromosomiques bien définis. Les théories des auteurs qui en nient l'existence, en raison de leur dissolution préalable, sont erronées. Les observations que j'ai faites sur les noyaux foliaires de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, examinés sur le vivant, sont des plus démonstratives sous ce rapport. Dans ces noyaux, on voit bien distinctement de petites granulations, non disposées au hasard, mais reliées les unes aux autres par des tractus. Les agents fixateurs ne font qu'*accentuer* cette structure; certains peuvent la modifier; *jamais ils ne la créent*.

La structure nucléaire consiste tantôt en filaments simples, tantôt en tractus doubles anastomosés, selon qu'elle dérive de chromosomes qui ne sont pas alvéolisés ou qu'elle provienne de chromosomes qui ont subi une alvéolisation. Les différents filaments ou bandes sont anastomosés entre eux,

mais toujours plus ou moins discernables, de telle sorte que la structure nucléaire n'est pas un réseau dont toutes les parties sont équivalentes, mais, si l'on veut, un réseau avec lignes maîtresses correspondant aux corps des chromosomes anastomosés. D'autres fois *(Azolla, Salvinia)*, les éléments chromosomiques apparaissent sous forme de petites masses plus ou moins anastomosées. Chez l'*Azolla caroliniana*, on constate nettement qu'il existe un rapport inverse entre la „chromaticité" de l'élément chromosomique et le volume de la masse nucléolaire.

Les éléments chromosomiques sont disséminés dans la cavité nucléaire entière; l'existence de lacunes autour des nucléoles n'est que le résultat d'une fixation défectueuse.

XI. Suivant que les chromosomes se sont alvéolisés ou non durant la catachromase, on trouve, au début des processus d'*anachromase*, c'est-à-dire de reconcentration, soit des bandes alvéolisées, soit des éléments simples. Certaines espèces offrent, sans doute, comme précédemment, dans un même noyau un mélange de ces deux formations, mais l'une est prédominante.

1. Les bandes alvéolisées ont une structure analogue à celle des bandes observées durant la catachromase. Elles donnent toujours naissance à un filament indivis, mince, allongé, à allure en zigzag. On n'observe pas une condensation progressive directe des bandes pour constituer des chromosomes homogènes. Les filaments en zigzag ne peuvent provenir d'une association de cristaux fluents courbes, puisqu'on assiste à leur formation progressive à partir des bandes alvéolisées.

2. Dans les types à filaments simples, peu à peu les anastomoses qui réunissaient ces filaments se rétractent et leur structure se régularise par écoulement de la substance chromosomique des parties plus épaissies sur les parties minces. Les filaments présentent d'assez nombreuses flexuosités, mais sont moins irréguliers que ceux provenant de bandes alvéolisées.

3. Dans les *Azolla* et *Salvinia* les processus ne consistent qu'en un assez faible allongement des corps chromosomiques.

XII. Deux faits essentiels des phénomènes anachromasiques sont d'une part l'allongement que subissent les chromosomes, d'autre part leur raccourcissement subséquent.

Le processus d'allongement se rencontre chez toutes les espèces. Il parait en rapport avec la division longitudinale, car une égalisation de la substance des deux éléments-filles est bien plus réalisable sur de longs éléments que sur des cordons raccourcis.

Le raccourcissement qui suit l'allongement sert, cela paraît être certain, à favoriser les mouvements anaphasiques. On l'observe dans la plupart des espèces ; cependant il existe peut-être des cas dans lesquels les chromosomes ne se raccourcissent que très faiblement ou même pas du tout.

XIII. La disparition des anastomoses reliant les différents éléments chromosomiques est une conséquence de l'allongement et du raccourcissement qui affectent ces derniers ; par suite des tractions effectuées, il se produit une rupture des connexions. Les aspects épineux que montrent le plus souvent les gros chromosomes représentent des vestiges des anastomoses rompues. Les anastomoses entières que l'on constate parfois à la fin de la prophase ou à la métaphase peuvent provenir d'anciennes restées intactes, soit de nouvelles connexions formées par contact des chromosomes, ou même également dépendre de ces deux causes.

XIV. A mesure que s'effectue la reconstitution des éléments chromosomiques, l'enchylème devient de moins en moins teinté et il est fort possible qu'une partie des substances contenues dans ce liquide serve à l'épaississement des chromosomes.

XV. La division longitudinale des chromosomes est un phénomène essentiellement prophasique et il est faux de prétendre qu'elle remonte à l'anaphase ou à la télophase de la cinèse précédente. Elle débute dans les diverses espèces à une étape à peu près identique, soit au stade des filaments en zigzag et indivis qui dérivent des bandes alvéolisées, soit à celui de filaments d'allure souvent moins capricieuse dans le cas des espèces à noyaux sans bandes mais pourvus d'éléments allongés, soit encore, lorsqu'il s'agit de petits chromosomes, au moment où les masses chromosomiques, restées jusqu'alors très courtes, subissent un certain allongement.

Ce phénomène paraît consister en une répartition progressive de la substance du chromosome suivant deux tractus-filles, et non en un creusement axial ; peu à peu les travées qui peuvent réunir les deux tractus disparaissent, laissant les éléments distincts, le plus souvent entrelacés. Le clivage longitudinal ne procède pas par une scission de « chromomères » ou des espaces situés entre des chromomères successifs, puisque du reste dans les éléments chromosomiques rien ne correspond à des « chromomères ».

Durant la dernière période de concentration des chromosomes, la fente de division est d'ordinaire voilée, principalement dans les espèces à chro-

mosomes grêles ou à petits chromosomes, ceux-ci apparaissant comme homogènes. Il n'y a pas soudure des moitiés-filles, puis nouvelle division, mais contact très intime.

Il est inexact de prétendre que la division se produise seulement à la métaphase et c'est pour n'en avoir pas observé le début et parce qu'elle semble disparaître à la fin de la prophase (aspect exagéré naturellement par les fixateurs gonflants), que les auteurs ont parfois nié son existence à la prophase.

XVI. Les relations entre nucléole et chromosomes durant les processus d'anachromase sont encore très obscures. Il est certain que le nucléole diminue de volume au cours de la prophase jusqu'à la métaphase, ce qui rend possible l'hypothèse d'un transport de substance nucléolaire sur les chromosomes, mais nous ne savons nullement de quelle façon s'effectue ce transport. D'autre part, la totalité de la substance nucléolaire n'est pas prise par les chromosomes, car à la métaphase on en observe encore quelques gouttelettes qui sont ultérieurement rejetées dans le cytoplasme, où elles doivent se dissoudre.

Le nucléole est peut-être constitué d'une substance spéciale qui assurerait aux chromosomes une certaine rigidité.

XVII. Les chromosomes définitifs rangés en plaque équatoriale sont des bâtonnets plus ou moins allongés. Dans les *Azolla* et *Salvinia*, ils sont courts et, vus de face, se montrent comme de petits corps plus ou moins ovoïdes, particularité due à ce que la majeure partie du chromosome est située dans le plan équatorial et que, de face, on n'aperçoit guère que son extrémité proximale.

Dans un grand nombre de Filicinées, mais surtout chez les Polypodiacées et Cyathéacées, les chromosomes sont disposés suivant deux zones : d'abord une couronne externe où ils sont placés presque en entier dans le plan équatorial, puis une zone centrale où ils sont ordinairement redressés suivant l'axe du fuseau et ne gisent dans le plan de l'équateur que par une faible portion.

XVIII. L'insertion des chromosomes des Filicinées est le plus souvent terminale, quelquefois intermédiaire, plus rarement médiane, mais c'est assez rarement qu'on observe un mode exclusif d'insertion.

XIX. Les chromosomes métaphasiques peuvent avoir parfois une certaine tendance à un alignement en séries linéaires *(Azolla caroliniana, Salvinia auriculata)*, particularité plus marquée chez certaines Phanérogames. Cette disposition n'est que la conséquence d'un phénomène purement physique.

XX. 1. L'évaluation de la longueur des chromosomes présente chez les Filicinées de grandes difficultés et ne peut jamais être effectuée sur tous les éléments d'une figure. Je ne pense pas qu'il se trouve une espèce possédant des chromosomes tous exactement de même longueur, mais ceux qui se présentent comme isodynames sont, sans doute, en nombre constant. Il existe toute une échelle de dimensions entre deux mesures extrêmes. L'espèce qui offre l'exemple le plus typique de l'hétérodynamisme chromosomique est le *Dryopteris setigera* (chromosomes de 1 μ, 1,50 μ, 2 μ, 2,50 μ, 3 μ et 4 μ).

2. L'épaisseur d'un chromosome métaphasique, envisagée en dehors de la partie voisine de l'insertion au fuseau, qui est toujours plus ou moins effilée, est peut-être différente pour des chromosomes d'une figure donnée et dans les diverses figures d'une même forme systématique. Il parait toutefois fort difficile de s'en assurer d'une façon effective, par suite surtout du fait que les chromosomes-filles ne sont pas toujours, dans un chromosome métaphasique paraissant indivis, strictement superposés suivant toute leur longueur. L'épaisseur des chromosomes varie certainement pour des espèces d'une même famille, d'un même genre *(Hymenophyllum tunbridgense* et *demissum*, *Adiantum capillus-Veneris* et *cuneatum)* ou encore dans des races ou formes d'une espèce *(Phyllitis Scolopendrium)*.

XXI. Ce ne sont pas les chromosomes métaphasiques entiers qui remontent vers les pôles, mais bien leurs moitiés qui obéissent à une dissociation dicentrique.

Durant l'anaphase, dans les espèces à gros chromosomes, il peut se produire suivant leur axe une sorte de relâchement dans la condensation de leur substance, prélude de l'alvéolisation catachromasique, qui s'effectue quelquefois au moment où les chromosomes arrivent au pôle *(Hymenophyllum tunbridgense, Leptopteris superba)*.

La forme des chromosomes anaphasiques, proches des pôles, est tantôt droite, tantôt en crochet, tantôt en V, suivant que le mode d'insertion est terminal, intermédiaire ou médian.

XXII. Les éléments chromosomiques ne sont certainement pas formés d'une substance unique, bien qu'on puisse le croire en examinant la majorité des noyaux. Quelques faits (origine de caryosomes dans les noyaux interphasiques du périblème, du dermatogène et du calyptrogène chez de nombreuses Polypodiacées, origine des nucléoles, structure de certains noyaux adultes) nous démontrent qu'il existe, sans conteste, un substratum achromatophile imprégné par une substance chromatique qui, dans quelques cas, peut abandonner ce substratum. Cela ne veut pas dire que ces deux matières ne soient pas elles-mêmes un complexe de corps chimiques.

XXIII. Les éléments chromosomiques sont nettement d'une consistance quelque peu visqueuse et fluente. Toutefois ils semblent posséder une certaine résistance, au moins à partir de la fin de la prophase.

XXIV. Ils sont pourvus d'une membrane ou plus exactement possèdent une mince couche de condensation périphérique. Ce fait peut être mis en évidence dans les cas où ils montrent des solutions de continuité, leur substance paraissant comme coupée en plusieurs tronçons : en réalité ceux-ci sont presque toujours reliés bord à bord par une très fine ligne chromatique. Cette pseudo-segmentation des chromosomes, — qui semble bien pouvoir devenir très facilement une véritable segmentation, — due à une inégalité de répartition de leur substance à l'intérieur de la gaîne qui les entoure, se produit peut-être sous l'influence de causes pathologiques. Il s'agit, selon toute probabilité, d'une tendance à l'individualisation de microchromosomes. Je n'ai pas rencontré chez les Filicinées d'exemples de chromosomes étranglés, comme il en existe chez plusieurs espèces de Phanérogames.

XXV. Le nombre des chromosomes est variable dans les diverses familles et assez fréquemment dans les genres. Il est parfois fort différent pour des espèces voisines et même des variétés d'une espèce, soit que ces variétés présentent des caractères externes dissemblables (cas du *Pteris cretica*, dont le type possède 60 chromosomes, la var. *albo-lineata* environ 80, la var. *Ouvrardii* environ 120 ; cette dernière variété constitue le premier exemple authentique d'une race didiploïdique chez les Ptéridophytes), soit qu'au contraire elles paraissent morphologiquement semblables, ce qui doit avoir lieu, — si nous nous fions aux dires d'Arnoldi, Kundt, Melle Yasui, — pour le *Salvinia natans*, qui comprendrait une race à 8 chromosomes diploïdiques (Arnoldi), une autre à 16 (Kundt, Melle Yasui), enfin une troisième que nous avons découverte et dont le nombre diploïdique est au moins 48.

En dehors de cas accidentels ou dans des tissus appelés à dégénérer, le nombre chromosomique est certainement constant pour une forme systématique déterminée.

Les Filicinées sont parmi les végétaux le groupe qui possède les nombres les plus élevés. A l'heure actuelle, il est impossible d'établir par quelles valeurs numériques se caractérisent leurs diverses familles.

XXVI. Un groupement régulier des chromosomes par paires ne paraît pas exister chez les Filicinées. Les apparences d'appariement que l'on peut constater, soit dans les noyaux interphasiques, soit à la métaphase, ne semblent que des dispositions fortuites des chromosomes ou tout au moins n'être que la conséquence de certains phénomènes physico-chimiques, et non une sorte de tendance à un accouplement de chromosomes homologues, d'origine parentale différente.

XXVII. Les chromosomes sont des unités organiques conservant leur individualité au cours de la cinèse et se continuant d'une cinèse à l'autre : on peut suivre graduellement leur évolution de la télophase à la prophase; il ne se produit pas de soudure entre eux à aucun stade et la constance de leur nombre, exigée par leur permanence, ne trouve pas d'objections dans nos observations; celles-ci montrent, d'autre part, qu'on ne doit pas considérer comme établie la variabilité décrite pour certaines espèces par quelques auteurs et que parfois des chiffres indiqués sont certainement erronés.

# BIBLIOGRAPHIE.


1912 *Allen, Ch.* : Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum* WILLD.; Arch. f Zellforsch., VIII, 121-188, Pls. 6-9.

1911 *Allen, R. F.* : Studies in spermatogenesis and apogamy in ferns; Trans. Wisconsin Acad. Sc , Arts and Lett., XVII, 1-44, Pls. 1-6.

1909 *Arnoldi, W.* : Beitrag zur Morphologie der Keimung von *Salvinia natans;* Flora, C, 122-139, 47 figs.

1908 *Baccarini, P.* : Sulle cinesi vegetative del *Cynomorium coccineum;* Nuovo Giorn. Bot. ital., XV, 109-203, 1 pl.

1912 *Baehr (von) W. B.* : Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction *(Aphis saliceti);* La Cellule XXVII, 2d fasc., 385-450, Pls. 1 et 2.

1905 *Bargagli-Petrucci, G* : I nucleoli durante la cariocinesi nelle cellule meristematiche di *Equisetum arvense*; Nuovo Giorn. Bot. ital., XII, appendice, 699-708, Pl. 2.

1905 *Beer, R.* : On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceæ; Beih. z. Bot. Centralbl., XIX, 286-313, Pls. 3-5.

1906 A » : On the development of the spores of *Helminthostachys zeylanica;* Annals of Bot., XX, 177-186, Pls. 11 et 12.

1912 » : Studies on spore development. II. On the structure and division of the nuclei in Compositæ; Annals of Bot., XXVI, 705-726, Pls. 66 et 67.

1913 » : Studies on spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense;* Annals of Bot , XXVII, 643 659, Pls. 51-53.

1909 *Berghs, J.* : Les cinèses somatiques dans le *Marsilia;* La Cellule, XXV, 1er fasc., 73-84, Pl. 1.

1913 *Bolles Lee, A.* : La structure des chromosomes et du noyau au repos chez *Paris quadrifolia;* La Cellule, XXVIII, 2d fasc., 265-300, Pls. 1 et 2.

1911 A *Bonnet, J.* : Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes; Arch. f. Zellforsch., VII, 231-241, 1 fig., Pls. 21 et 22.

1911 B » Sur les fusions nucléaires sans caractère sexuel; C. R. Acad. Sc. Paris, CLII, 969-972.

1912 » : Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes; Arch. f. Zellforsch., VII, 604-722, 17 figs., Pls. 39-45.

1908 *Bonnevie, K.* : Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris, Allium* und *Amphiuma.* Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität; Arch. f. Zellforsch., I, 450-514, 2 figs., Pls. 11-15.

1911 » : Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂); Arch. f. Zellforsch., VI, 190-253, Pls. 10-13.

1912 *Bordàs M* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans le *Sagitta bipunctata*; La Cellule, XXVIII, 1er fasc., 167-214, Pls. 1 et 2.

1908 *Boubier, M.* : Les chromosomes éléments dynamogènes de la cellule (Esquisse d'une théorie); Revue Scient., 5e série, X, no 14, 423-428.

1888 *Boveri, Th.* : Über partielle Befruchtung; Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, IV, 64-72.

1904 » : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 130 pp., 75 figs. Jena.

1907 *Burlingame, L. L.* : The sporangium of the Ophioglossales; Bot. Gaz., XLIV, 34-56, Pls. 3 et 4.

1897 *Calkins, G N.* : Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes; Bull. Torrey Bot. Club, XXIV, 101-115. Pls. 295 et 296.

1884 *Carnoy, J. B.* : La Biologie cellulaire. 271 pp., 141 figs.

1897 *Chamberlain, Ch. J.* : Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum.* II. The pollen grain; Bot. Gaz., XXIII, 423-430, Pls. 25 et 26.

1911 *Champy, Chr.* : Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion; Arch. Anat. micr., XIII, 55-170, 40 figs., Pls. 2-4.

1913 *Champy, Chr.* : Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule; Arch. Zool. exp. et gén., LII, 13-304, 104 figs., Pls. 2-13.

1902 *Dangeard, P. A.* : Recherches sur les Eugléniens; Le Botaniste, VIII^e série, 97-357, 53 figs., Pls. 1-4.

1897 *Debski, B.* : Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis;* Jahrb. f. wiss. Bot., XXX, 227-248, Pls. 9 et 10.

1911 *Dehorne, A.* : Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* LAUR. et chez *Allium Cepa* L.; Arch. f. Zellforsch., VI, 613-639, 2 figs., Pls. 35 et 36.

1907 *Della Valle P.* : Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscenza delle tetradi; Atti della R. Acad. Sc. fis. et mat. di Napoli, XIII, 39 pp., 1 pl.

1909 » : L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi; Arch. Zool. ital., IV, 1-177, 1 pl.

1910 » : Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi; Monit. Zool. ital., XX, n° 11-12, 265-268.

1912 » : La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico; Arch. Zool. ital., VI, 37-321, 75 figs., 9 diagrs., Pls. 4 et 5.

1913 *Denniston, R. H.* : The individuality of the chromosomes in the somatic cells of *Gentiana procera;* Science, XXXVII, 383-384.

1905 *Digby, L* : On the cytology of apogamy and apospory. II. Preliminary note on apospory: Proc Roy. Soc. London, Series B, LXXVI, 463-467, Figs. 1-3.

1910 » : The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans;* Annals of Bot., XXIV, 727-757. Pls. 59-63.

1912 » : The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids; Annals of Bot., XXVI, 357-388, 2 figs. Pls. 41-44.

1914 » : A critical study of cytology of *Crepis virens;* Arch. f. Zellforsch., XII, 97-146, Pls. 8-10.

1919 *Digby, L.* : On the archesporial and meiotic phases of *Osmunda*; Annals of Bot., XXXIII, 135-172. Pls. 8-12, Fig. 1.

1898 *Eismond, J.* : Sur la structure des chromosomes; Bibliogr. Anat., VI, 273-296, 7 figs.

1914 *Elkins, M. G.* : The maturation phases in *Smilax herbacea;* Bot Gaz., LVII, 32-52, Pls. 4-6.

1907 *Farmer, J. B.* : On the structural constituents of the nucleus and their relation to the organisation of the individual; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXIX, 446-464.

1907 *Farmer, J. B.*, and *Digby, L.* : Studies in apogamy and apospory in ferns; Annals of Bot., XXI, 161-199, Pls. 16-20.

1910 » : On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns; Annals of Bot., XXIV, 191-212, Pls. 16-18.

1914 » : On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny; Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B, CCV, 1-25, Pls. 1 et 2.

1903 *Farmer, J. B., Moore, J. E. S.*, and *Digby, L.* : On the cytology of apogamy and apospory. I. Preliminary note on apogamy; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXI, 453-457, Figs. 1-4.

1899 *Fischer, A.* : Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 362 pp., 21 figs., 1 pl.

1911 *Franck, W. J.* : Somatische Kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Amsterdam. 184 pp., 11 figs., Pls. 1-8.

1914 *Fraser, H. C. I.* (Mrs. *Gwynne-Vaughan*) : The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia Faba;* Annals of Bot., XXVIII, 633-642, Pls. 43 et 44.

1911 *Fraser, H. C. I.*, and *Snell, J.* : The vegetative divisions in *Vicia Faba;* Annals of Bot., XXV, 845-855, Pls. 62 et 63

1912 *Frisendahl, A.* : Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv.; Kungl. Svenska Vetensk. Handl., XLVIII, 62 pp., 21 figs., 3 pls.

1901 *Frye, T. C.* : Development of the pollen in some Asclepiadaceæ; Bot. Gaz., XXXII, 325-331, Pl. 13.

1899 *Fullmer, E. L.* : The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva;* Bot. Gaz., XXVIII, 81-88, Pls. 7 et 8.

1909 *Gates, R. R.* : The behaviour of the chromosomes in *Œnothera lata* × *Œ. gigas;* Bot. Gaz., XLVIII, 179-199, Pls. 12-14.

1911 » : The mode of chromosome reduction; Bot. Gaz., LI, 319-344.

1912 » : Somatic mitosis in *Œnothera;* Annals of Bot., XXVI, 993-1010, Pl. 86.

1920 » : Mutations and evolution; New Phytologist, XIX, 26-34; 64-88; 132-151; 172-188; 213-253.

1907 *Geerts, J. M.* : Ueber die Zahl der Chromosomen von *Œnothera Lamarckiana;* Ber. Deutsch. Bot. Gesell., XV, 191-195, Pl. 6.

1908 *Georgevitch, P.* : Zur Nukleolusfrage. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bildung von Nukleolus in vegetativen Zellen von *Lupinus angustifolius* und *Allium Cepa;* Beih. z. Bot. Centralbl., XXIII, 45-53, Pl. 5.

1910 A » : Preliminary note on apospory and apogamy in *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et Grew; Annals of Bot., XXIV, 233-234, 7 figs.

1910 B » : Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et Grew; Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 155-170, 30 figs.

1911 A *Granier, J.*, et *Boule, L.* : Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans;* C. R. Acad. Sc. Paris, CLI, 153-154.

1911 B » : Sur le caractère hétérogamique des gemini chez *Impatiens glanduligera* Royle; C. R Acad. Sc. Paris, CLII, 1020-1022.

1906 *Grégoire, V.* : La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'*Allium);* La Cellule, XXIII, 2d fasc., 311-353, 3 figs., Pls. 1 et 2.

1907 » : La formation des gemini hétérotypiques chez les végétaux; La Cellule, XXIV, 2d fasc., 369-420, 4 figs., Pls. 1 et 2.

1910 » : Les cinèses de maturation dans les deux règnes (second mémoire); La Cellule, XXVI, 2d fasc., 223-422, 145 figs.

1912 A » : Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique, à propos d'une interprétation nouvelle; Ann. Soc. Scient. Bruxelles, XXXVI, 36 p., 1 pl.

1912 B *Gregoire, V.* : La vérité du schéma hétérohoméotypique ; C. R Acad. Sc. Paris, CLV, 1098-1101.

1913 » : La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique; C. R Acad. Sc. Paris, CLVI, 631-633.

1903 *Grégoire V.*, et *Wygaerts, A.* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; Beih. z. Bot. Centralbl., XIV, Heft 1, 13-19.

1904 : : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. — I. Racine de *Trillium grandiflorum* et télophase homéotypique dans le *Trillium cernuum;* La Cellule, XXI, 1er fasc., 7-76, Pls. 1 et 2.

1904 A *Gregory, R. P.* : The reduction division in ferns; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXIII, n° 489, 86 92.

1904 B » : Spore-formation in Leptosporangiate Ferns; Annals of Bot., XVIII. 445-458, 1 fig., Pl. 31.

1912 *Grimm, J.* : Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria;* Flora, CIV, 309-334. Pls. 10-11, 3 figs

1884 *Guignard, L.* : Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux ; Annales Sc. Nat., Bot., série VI, XVII, 5-59, Pls. 1-5.

1885 » : Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de division communs aux végétaux et aux animaux; Annales Sc. Nat., Bot., série VI, XX, 310-372, Pls. 15-18.

1897 » : Les centres cinétiques chez les végétaux; Annales Sc. Nat., Bot., série VIII, VI, 177-220, Pls. 9-11.

1899 A » : Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major;* Arch. anat. micr., II, 455-509, Pls. 19 et 20.

1899 B » : La réduction chromatique; L'année biologique, 3e année (1897), 61-82, Figs. 4-9.

1919 *Guilliermond A.* : Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule; Revue gén. Bot., XXXI, 372-413, 446-508, 532-603, 635-770, 35 figs., 60 pls

1898 *Hof, A. C.* : Histologische Studien an Vegetationspunkten; Bot. Centralbl., LXXVI, 65-69; 113-118; 166-171; 221-226, Pls. 3 et 4.

1901 *Hottes, Ch* : Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba;* Inaugural Dissertation.

1915 *Hutchinson, A. H.* : On the male gametophyte of *Picea canadensis;* Bot. Gaz., LIX, 287-300, 1 fig., Pls. 15-19.

1911 *Ishikawa, M.* : Cytologische Studien von Dahlien; Bot. Mag. Tokyo, XXV, 1-8, Pl. 1.

1916 » : A list of the number of chromosomes; Bot. Mag. Tokyo, XXX, 404-448, 32 figs.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, XIX, 1er fasc., 7-116, Pls. 1-3.

1900 *Juel, H. O.* : Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XXXV, 626-659, Pls. 15 et 16.

1904 *Karpoff, W.* : La caryocinèse dans les sommets des racines chez la *Vicia Faba;* Annales Inst agron. Moscou, X, 1 pl.

1904 *Kowalski, J.* : Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de Salamandre; La Cellule, XXI, 2d fasc., 349-379, Pls. 1 et 2.

1911 *Kundt, A.* : Die Entwicklung der Micro-und Macrosporangien von *Salvinia natans;* Beih. z. Bot. Centralbl., XXVII, 26-51, Pls. 6 et 7.

1910 *Kuwada, Y.* : A cytological study of *Oryza sativa* L.; Bot. Mag. Tokyo, XXIV, 267-281, 2 figs., Pl 8.

1916 *Laburu (de), J. A.* Estructura y fisiologia del nucléolo en « *faba vulgaris* »; Bol. Soc. Esp. de Biol., sesión del 29 de Nov. de 1916, 11 pp., 3 pls.

1903 *Lawson, A. A.* : On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast; Bot. Gaz., XXXV, 305-319, Pl. 15.

1907 *Leeuwen-Reijnvaan (van), J.* et *W.* : Über eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mitells zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen *Polytrichum*-Arten; Recueil Trav. Bot. néerlandais, IV, 177-220, Pls. 5 et 6.

1908 » : Über die Spermatogenese der Moose, speziell mit Berücksichtigung der Zentrosomen-und Reduktionsteilungsfragen; Ber. Deutsch. Bot. Gesell., XXVI 2, 301-308, Pl. 5.

1912 *Litardière (de), R.* : Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radiculaire de quelques Polypodiacées; C. R. Acad. Sc. Paris. CLIV, 1097-1100.

1913 » : Sur les phénomènes de la métaphase, de l'anaphase et de la télophase dans la cinèse somatique du *Hyacinthus orientalis;* Bull. Soc. Bot. de Fr., LX, 216-219.

1910 *Lundegårdh, H.* : Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba;* Svensk. Bot. Tidskr., IV, 174-196, 11 figs.

1912 A » : Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebenden Material; Jahrb. f. wiss. Bot., LI, 236-282, 8 figs., Pl. 2.

1912 B » : Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Arch. f. Zellforsch., IX, 205-330, 9 figs , Pls. 17-19.

1912 C » : Chromosomen, Nucleolen, und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese; Beitr. z. Biol. der Pflanzen, XI, 373-542, 7 figs., Pls. 11-14.

1912 *Lutz, A. M.* : Triploid mutants in *Œnothera;* Biol. Centralbl., XXXII, 385-435, 7 figs.

1905 *Martins Mano, Th.* : Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris;* La Cellule, XXII, 1er fasc., 57-76, Pls. 1-4.

1913 *Mc.Allister, R.* : On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa;* Trans. Wisc. Acad. of Sc., Arts and Lett , XVII, 599-660, Pls. 56-58.

1912 *Meek, C. F. U.* : A metrical analysis of chromosome complexes, showing correlation of evolutionary development and chromatin thread-width throughout the animal Kingdom; Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B, CCIII, 1-74, 13 figs., Pls. 1-5.

1920 » : A further study of chromosome dimensions; Proc. Roy. Soc. London, Series B, XCI, 157-165, Pls. 2 et 3.

1904 *Merriman, M. L.* : Vegetative cell division in *Allium;* Bot. Gaz., XXXVII, 178-207, Pls. 11-13.

1913 *Muckermann, H.* : Zur Anordnung, Trennung und Polwanderung der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase der somatischen Karyokinese bei Urodelen; La Cellule, XXVIII, 2d fasc., 233-253, Pls 1 et 2,

1909 *Müller, H. A. Cl.* : Uber karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*; Jahrb. f. wiss. Bot., XLVII, 99-117, Pls. 1-3.

1912 » : Kernstudien an Pflanzen. I und II. [I. Die typische Kernteilung von *Najas Marina* L.; II. Über ungleich grosse Chromosomen]; Arch. f Zellforsch., VIII, 1-51, Pls. 1 et 2.

1911 *Nakao, M.* : Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids; Journ. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univers., IV, 3e part. 173-190, Pls. 10-13.

1899 *Němec, B* : Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa;* Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII, 313-336, Pls. 3.

1910 » : Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin. 532 pp., 119 figs., 5 pls.

1913 *Nicolosi-Roncati, F.* : La cariocinesi nelle cellule vegetali. Stato attuale delle conoscenze e ricerche originali; Bull. dell' Orto Bot. della R. Univ. di Napoli, 120 pp., 1 pl.

1893 *Overton, J. B* : On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants; Annals of Bot., VII, 139-143.

1905 » : Ueber Reduktionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII, 121-153, Pls. 6 et 7.

1909 A » : On the organization of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants with especial reference to the permanence of the chromosomes; Annals of Bot., XXIII, 19-61, Pls. 1-3.

1909 B » : On the organization and reconstruction of the nuclei in the root-tips of *Podophyllum peltatum;* Report Brit. Ass. Adv. Sc. Winnipeg, Sect. K, 678 679 (Résumé dans : Science, XXXIII, 193-194 (1911)).

1909 *Pace, L.* : The gametophytes of *Calopogon;* Bot. Gaz., XLVIII, 126-137, Pls 7-9.

1910 » : Some peculiar fern prothallia; Bot. Gaz., L, 49-58, 7 figs.

1903 *Pampaloni, L* : I fenomeni cariocinetici nelle cellule meristemali degli apici vegetativi di *Psilotum triquetrum;* Annali di Bot., I, 75-84, Pl. 4.

1897 *Pfeffer, W.* : Pflanzenphysiologie, I. Leipzig.

1889 *Rabl, C.* : Über Zelltheilung; Anat. Anz., IV, 21-30, 2 figs.

1914 *Reed, T.* : The nature of the double spireme in *Allium Cepa;* Annals of Bot., XXVIII, 271-279, Pls. 18 et 19.

1896 *Rosen, F.* : Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben; Beitr. z. Biol. der Pflanz., VII, 223-312, Pls. 3-5, 8 figs.

1909 *Rosenberg, O.* : Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen; Svensk. Bot. Tidskr., III, 64-77. Pl. 1.

1914 *Sakamura, T.* : Über die Kernteilung bei *Vicia Cracca* L.; Bot. Mag. Tokyo, XXVIII, 131-147, Pl. 2.

1920 » : Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen; Journ of College of Sc. Tokyo Imp. Univ., XXXIX, Art. 11, 221 pp., 7 pls., 24 figs.

1913 *Samuelsson, G.* : Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen; Svensk. Bot. Tidskr., VII, 97-188, 17 figs.

1897 *Schaffner, J. H.* : The division of the macrospore nucleus, in COULTER, CHAMBERLAIN and SCHAFFNER : Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum;* Bot. Gaz., XXIII, 430-452, Pls. 37-39.

1898 » : Karyokinesis in the root tips of *Allium Cepa;* Bot. Gaz., XXVI, 225-238, Pls. 21 et 22.

1892 *Schottländer, P.* : Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen; Beitr. z Biol. der Pflanz., VI, 267-304, Pls. 4 et 5.

1913 A *Schustow (von), L.* : Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa;* Anat. Anz., XLIII, 15-20, 24 figs.

1913 B » : Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa;* Arch. f. Zellforsch., XI, 340-385, Pls. 14 16.

1914 A *Sharp, L. W.* : Somatic chromosomes in *Vicia*, La Cellule, XXIX, 2d fasc., 297-331, Pls. 1 et 2.

1914 B » : Spermatogenesis in *Marsilia;* Bot. Gaz., LVIII. 419-431, Pls. 33 et 34.

1913 *Sheppard, E. J.* : The structure of the nucleus; Journ. of Roy. Micr. Soc., nº 216. 465-469, Pl. 21.

1904 *Sijpkens, B.* : Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis;* Recueil des Travaux bot. néerlandais, nº 2-4, 160-218, Pls. 4-6.

1914 *Smet (de), E.* : Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées; La Cellule, XXIX, 2d fasc., 335-377, Pls. 1-4.

1898 *Smith, W. R.* : A contribution to the life history of Pontederiaceæ; Bot. Gaz., XXV, 324-337, Pls 19 et 20.

1900 » : The achromatic spindle in the spore mother cells of *Osmunda regalis;* Bot. Gaz., XXX, 361-377, Pl. 22.

1919 *Steil, W. N.* : A study of apogamy in *Nephrodium hirtipes* Hk.; Annals of Bot., XXXIII, 109-132, Pls. 5-7.

1898 *Stevens, W. C.* : Ueber Chromosomentheilung bei der Sporenbildung der Farne; Ber. Deutsch. Bot. Gesell., XVI, 261-265, Pl. 15.

1910 *Stomps, Th. J.* : Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Amsterdam, 162 pp., 3 pls.

1912 *Stout, A. B.* The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis;* Arch. f. Zellforsch., IX, 114-140, Pls. 11 et 12.

1882 *Strasburger, E.* : Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kerntheilung zur Zelltheilung; Arch. f. mikr. Anat, XXI, 476-590, Pls. 25-27.

1884 » : Die Controversen der indirecten Kerntheilung; Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 246-304, Pls. 13 et 14.

1894 A » : Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwickelungsvorgang der Organismen; Biol. Centralbl., XIV, 817-838; 849-866.

1894 B » : The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms; Annals of Bot., VIII, 281-316.

1895 » : Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wiss. Bot., XXVIII, 151-204, Pls. 2 et 3.

1900 » : Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich; Histol. Beitr., VI, 1-224, Pls. 1-4.

1905 » : Typische und allotypische Kerntheilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII, 1-71, Pl. 1.

1907 *Strasburger, E.* : Apogamie bei *Marsilia;* Flora, XCVII, 123-191, Pls. 3-8.

1908 *Sykes, M. G.* : Nuclear Division in *Funkia;* Arch. f. Zellforsch., I, 380-398, 1 fig , Pls. 8-9.

1909 » : Note on the nuclei of some unisexual plants; Annals of Bot., XXIII, 341.

1910 *Tahara, M.* : Über Kernteilung bei *Morus*; Bot. Mag Tokyo, XXIV, 281-291, 1 fig., Pl. 9.

1915 A » : Parthenogenesis in *Erigeron annuus;* Bot. Mag. Tokyo, XXIX.

1915 B » : Cytological Studies on *Chrysanthemum;* Bot. Mag. Tokyo, XXIX.

1902 *Tellyesniczky (von), K.* : Zur Kritik der Kernstrukturen; Arch. f. mikr. Anat., LX, 681-706.

1905 » : Ruhekern und Mitose; Arch. f. mikr. Anat., LXVI, 367-433, Pls. 24-28.

1915 *Tischler, G.* : Chromosomenzahl. — Form und — Individualität im Pflanzenreiche; Progr. Rei Bot., V, 164-284.

1913 *Vandendries, R.* : Le nombre des chromosomes dans la spermatogénèse des *Polytrichum;* La Cellule, XXVIII, 2d fasc., 257-261, 11 figs.

1907 *Vejdovsky, F.* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Kgl. böhm. Wiss. Prag, 1907, 101 pp., 5 figs., 9 pls.

1912 » : Zum Problem der Vererbungsträger; Kgl. böhm. Wiss. Prag, 1911-1912, 184 pp., 16 figs., 12 pls.

1904 *Wager, H.* : The nucleolus and nuclear division in the root apex of *Phaseolus;* Annals of Bot , XVIII, 29-95, Pl. 5.

1913 *Walker, N.* : On abnormal cell-fusion in the archegonium, and on spermatogenesis in *Polytrichum;* Annals of Bot., XXVI, 115-132, Pls. 13 et 14.

1911 *Wefelscheid, G.* : Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn, 50 pp., 1 pl.

1909 *Wilson, M.* : On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum;* Annals of Bot., XXIII, 141-157, Pls. 10 et 11.

1914 *Winge, Ö.* : The pollination and fertilization process in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* Sieb. et Zucc.; C. R. trav. Laboratoire de Carlsberg, XI, 1e livr. (cité par Winge, 1907)

1917 *Winge, Ö.* : The chromosomes. Their numbers and general importance; C. R. trav. Laboratoire de Carlsberg, 2e livr., 131-257, 1 pl., 46 figs.

1919 *Winiwarter (de), H.* : Les mitoses de l'épithélium séminal du chat; Arch. de Biologie, XXX, fasc. 1, 1-87, 1 pl.

1899 *Wisselingh (van), G.* : Ueber das Kerngerüst; zweiter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese; Bot. Zeit., LVII, 155-176, Pl. 5.

1915 *Woodburn, W. L.* : Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris* (Grev.) C. M.; Annals of Bot., XXIX, 441-456, Pl. 21.

1913 *Yabe, Y* et *Yasui, K* : On the life-history of *Ceratopteris thalictroides* Brongn. (en japonais); Bot. Mag. Tokyo, XXVII, 233-245, Pl. 3, 6 figs.

1907 *Yamanouchi, S.* : Apogamy in *Nephrodium;* Bot Gaz., XLIV, 142-146.

1908 A » : Sporogenesis in *Nephrodium;* Bot. Gaz., XLV, 1-30, Pls. 1-4.

1908 B » : Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium;* Bot. Gaz., XLV, 145-175, Pls. 6-8.

1908 C » : Apogamy in *Nephrodium;* Bot. Gaz., XLV, 289-319. Pls. 9 et 10.

1910 » : Chromosomes in *Osmunda;* Bot. Gaz., XLIX, 1-12, Pl. 1.

1911 *Yasui, K.* : On the life history of *Salvinia natans;* Annals of Bot., XXV, 469-483, Pls. 41-43.

1896 *Zimmermann, A* : Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes : eine kritische Litteraturstudie. Jena, 188 pp., 84 figs.

# EXPLICATION DES FIGURES.

*Les figures reproduites dans ce mémoire (sans aucune réduction) ont été dessinées à l'aide de l'appareil d'*Abbe. *Je me suis servi des objectifs apochromatiques à immersion de* Zeiss, *d. f. 2 mm. n. a. 1,30, d. f. 2 mm. n. a. 1,40, d. f. 1,5 mm. n a. 1 30 et des oculaires compensateurs de* Zeiss *8, 12 et 18. Après l'explication de chaque figure, je signalerai, au cas où il ne s'agirait pas du liquide de* Benda, *le fixateur employé, puis la combinaison optique que j'ai utilisée, en indiquant seulement pour l'objectif la distance focale.*

*L'examen a toujours eu lieu à la lumière d'une lampe à pétrole ou à gaz, parfois filtrée à travers une solution d'oxalate de cuivre. Le pupitre à dessiner se trouvait à une hauteur de 8 cm. environ inférieure à celle de la platine du microscope.*

*Toutes les figures se rapportent à des noyaux de la racine, du rhizome ou de jeunes feuilles, excepté les* fig **93** *et* **94**, *prises dans le tissu archésporial et la* fig. **219**, *relative à la métaphase hétérotypique.*

## PLANCHE I.

FIG. **1**. *Hymenophyllum tunbridgense.* Début du tassement polaire des chromosomes. Obj 1,5, Oc. 12. (Page 293 )

FIG. **2**. *H. tunbridgense.* - Sections transversales de chromosomes anaphasiques, montrant une zone plus faiblement teintée dans leur axe Obj. 2, Oc 18 (Page 301.)

FIG. **3**. *H. tunbridgense.* — Tassement polaire des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 293.)

FIG. **4**. *H. tunbridgense.* - Chromosomes d'une figure au début du tassement polaire; le chromosome de gauche montre déjà l'alvéolisation catachromasique Obj. 1.5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. **5**. *H. tunbridgense* — Télophase. Le cytoplasme a été déchiré autour du noyau, la membrane nucléaire est restée intacte et très visiblement tendue entre les extrémités chromosomiques; l'enchylème nucléaire apparaît grisâtre (1). Obj. 1.5, Oc. 18. (Pages 294, 361.)

FIG. **6**. *H. tunbridgense.* — Télophase. Noyau en catachromase, montrant les chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 293, 294.)

(1) La teinte a été trop fortement représentée. (Note ajoutée pendant l'impression.)

FIG. **7**. *H tunbridgense.* — Télophase. Stade identique au précédent. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. **8**. *H. tunbridgense.* — Télophase. Chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. **9**. *H. tunbridgense.* — Télophase avancée (1). *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 294.)

FIG. **10**. *H tunbridgense.* — Télophase avancée. *Flemming fort* (1). Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 294.)

FIG. **11**. *H. tunbridgense.* – Noyau interphasique. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 294, 295.)

FIG. **12**. *H. tunbridgense.* — Détails des bandes alvéolisées au stade interphasique. *Flemming fort* Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 294.)

FIG. **13**. *H tunbridgense.* — Noyau quiescent foliaire observé sur le vivant (1) Obj. 2, Oc. 12. (Page 354.)

FIG. **14**. *H. tunbridgense.* – Noyau quiescent foliaire, après fixation de 5 minutes à l'alcool acétique (formule de VAN BENEDEN et NEYT). Ob 2, Oc. 12. (Page 355.)

FIG. **15**. *H. tunbridgense.* — Détails de la structure nucléaire de la FIG. **14** Obj. 2, Oc 18 (Page 355.)

FIG **16**. *H. tunbridgense.* — Noyau quiescent foliaire, après fixation au liquide de BENDA, enrobage et coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN (1). Obj. 2, Oc. 12. (Page 354.)

FIG. **17**. *H. tunbridgense.* — Prophase : début du processus anachromasique. Obj 1,5, Oc. 12. (Page 296.)

FIG. **18** *H. tunbridgense* — Prophase : passage des bandes alvéolisées aux filaments en zigzag (1) Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 297.)

FIG. **19**. *H. tunbridgense.* — Prophase : même stade (1). Obj. 1,5, Oc 18. (Page 297.)

FIG. **20**. *H tunbridgense* – Prophase : même stade; disparition des derniers alvéoles des bandes chromosomiques. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 297 )

FIG. **21**. *H. tunbridgense* — Prophase : stade des filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12 (Page 297 )

FIG. **22**. *H. tunbridgense* — Prophase : apparition du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag; les mailles assez larges *a* et *b* représentent des restes d'alvéoles des bandes; il en est peut-être de même pour la maille *c*, qui serait en régression. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 298, 388.)

FIG. **23** *H. tunbridgense.* — Prophase : apparition du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 298.)

(1) La teinte de l'enchylème a été reproduite trop foncée. (Note ajoutée pendant l'impression.)

FIG. **24**. *H. tunbridgense.* — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 298.)

FIG. **25**. *H. tunbridgense.* — Prophase : filaments chromosomiques à un stade un peu ultérieur à celui de la FIG. **24**. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 298, 299.)

FIG. **26**. *H. tunbridgense.* — Prophase : idem. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 299.)

FIG. **27**. *H. tunbridgense* — Noyau en fin de prophase : la division longitudinale des chromosomes est moins visible qu'aux stades précédents; en *a* une solution de continuité de la substance chromosomique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 306.)

FIG. **28**. *H. tunbridgense.* — Métaphase : chromosomes à insertion médiane, intermédiaire et terminale; le chromosome de la partie supérieure de la figure présente une solution de continuité avec une fine ligne chromatique reliant chaque bord. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 406.)

FIG. **29**. *H tunbridgense.* — Métaphase; une gouttelette nucléolaire irrégulière est située à l'extrémité d'un chromosome. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 382.)

FIG. **30**. *H. tunbridgense.* — Métaphase : chromosome à insertion subterminale, celle-ci se fait suivant un petit cône. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc 18. (Page 300.)

FIG. **31**. *H. tunbridgense* — Métaphase : chromosomes avec solutions de continuité. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Pages 300, 406.)

FIG. **32**. *H. tunbridgense.* — Début de l'anaphase : chromosomes-filles commençant à se séparer à leurs points d'insertion; dans le chromosome *a*, les moitiés-filles sont réunies par des travées transversales. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 398.)

FIG. **33**. *H. tunbridgense.* — Début de l'anaphase : séparation des chromosomes-filles. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 300, 398.)

FIG. **34**. *H. tunbridgense* — Anaphase : stade ultérieur à celui de la fig. précédente. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 300.)

FIG **35**. *H. tunbridgense.* — Anaphase : portion d'une couronne-fille non loin du pôle. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 301.)

FIG **36**. *H. tunbridgense.* — Anaphase : chromosomes proches du pôle montrant des solutions de continuité. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 300, 406.)

## PLANCHE II.

FIG. **37**. *Hymenophyllum demissum.* — Télophase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 302.)

FIG. **38**. *H. demissum.* — Prophase : début du clivage longitudinal des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. **39**. *H. demissum.* — Prophase : noyau à un stade avancé de cette période. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. **40**. *H. demissum.* — Chromosomes métaphasiques vus du pôle. Obj 1,5, Oc. 12. (Pages 302, 348.)

FIG. **41**. *H. demissum.* — Chromosomes métaphasiques montrant une répartition irrégulière de leur substance; la présence d'une membrane chromosomique est manifeste. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 302, 408.)

FIG. **42**. *H. asplenioides.* — Télophase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 302.)

FIG. **43**. *H. fucoides.* — Télophase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. **44**. *Trichomanes reniforme.* — Télophase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. **45**. *Trichomanes Colensoi.* — Prophase : bandes alvéolisées au début du processus d'anachromase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. **46**. *Leptopteris superba.* — Chromosomes anaphasiques au début du tassement polaire, déjà en partie alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 303.)

FIG. **47**. *L. superba.* — Télophase : alvéolisation des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **48**. *L. superba.* — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 303.).

FIG **49**. *L. superba.* — Télophase, stade avancé. Obj. 1,5, Oc 12. (Page 303.)

FIG. **50** et **51**. *L superba.* — Interphase : tronçons de bandes chromosomiques (fond de noyau). Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 303, 364.)

FIG. **52**. *L. superba.* — Prophase : passage des bandes aux filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG **53**. *L. superba.* — Prophase : stade des filaments en zigzag, portant encore quelques restes des mailles des bandes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **54**. *L. superba.* — Prophase : début de la division longitudinale, certains filaments ne présentent déjà plus leur allure flexueuse. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **55**. *L. superba.* — Prophase : chromosomes à un stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 303.)

FIG. **56**. *L. superba.* — Prophase : stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **57**. *L. superba* — Chromosomes métaphasiques (insertion terminale). Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **58**. *L. superba.* — Chromosomes anaphasiques proches du pôle. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. **59**. *Osmunda cinnamomea*. — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. **60**. *O. cinnamomea*. — Bandes chromosomiques alvéolisées à un stade avancé de la télophase. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. **61**. *O. cinnamomea*. — Bande chromosomique d'un noyau à l'interphase. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 364.)

FIG. **62**. *O. cinnamomea*. — Prophase : bandes chromosomiques au début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. **63**. *O. cinnamomea*. — Prophase : passage des bandes alvéolisées aux filaments en zigzag. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. **64**. *O. cinnamomea*. — Même stade. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. **65**. *O. cinnamomea*. — Prophase : filaments en zigzag. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. **66**. *O. cinnamomea*. — Prophase : début du clivage longitudinal. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 391.)

FIG. **67**. *O. cinnamomea*. — Prophase : stade un peu ultérieur. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 391.)

FIG. **68**. *O cinnamomea*. — Prophase : chromosomes à un stade encore ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 391 )

FIG. **69**. *O. cinnamomea*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : le chromosome *1* possède une insertion intermédiaire, les autres une insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18 (Page 305.)

FIG. **70**. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Prophase : chromosomes longitudinalement divisés. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 304, 391.)

FIG. **71**. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Métaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. **72**. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Dissociation dicentrique des chromosomes-filles à l'anaphase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 305, 398.)

## PLANCHE III.

FIG. **73**. *Pteris cretica*. — Début du tassement polaire des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 305.)

FIG. **74**. *P. cretica*. — Télophase : au milieu du noyau, on remarque des gouttelettes très colorées, début de la formation des nucléoles. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 305, 380.)

FIG. **75**. *P. cretica*. — Télophase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 305.)

FIG. **76**. *P. cretica*. — Portions de chromosomes télophasiques. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 305.)

FIG. **77**. *P. cretica*. — Télophase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 306.)

FIG. **78**. *P. cretica*. — Interphase, noyau du périblème. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 12. (Pages 307, 371.)

FIG. **79**. *P. cretica*. — Interphase (fond de noyau). *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 307, 371.)

FIG. **80**. *P. cretica*. — Interphase, noyau du plérome avec lacunes périnucléolaires. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18. (Page 307.)

FIG. **81**. *P. cretica*. — Prophase : début de la reconcentration des filaments chromosomiques. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18 (Page 307.)

FIG. **82**. *P. cretica*. — Prophase : début de la reconcentration des filaments chromosomiques. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18. (Page 307.)

FIG. **83**. *P. cretica*. — Prophase : stade ultérieur ; les filaments chromosomiques ont perdu entièrement leur aspect moniliforme. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. **84**. *P. cretica*. — Prophase : stade un peu ultérieur. Obj. 2, Oc. 18 (Page 308.)

FIG. **85**. *P. cretica*. — Prophase : filaments chromosomiques en clivage longitudinal. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. **86**. *P. cretica*. — Fin de la prophase : la fente de division longitudinale est complètement voilée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. **87**. *P. cretica*. — Métaphase vue de face ; à remarquer une gouttelette nucléolaire piriforme située à l'extrémité distale d'un chromosome et une autre plus petite à la limite du fuseau et du cytoplasme (1). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 382.)

FIG. **88**. *P. cretica*. — Métaphase vue du pôle : les chromosomes périphériques seuls ont été figurés ; on remarquera les insertions terminales et l'écartement très net de certains chromosomes-filles. Obj. 2, Oc. 18. (Page 310.)

FIG. **89**. *P. cretica*. — Dissociation dicentrique des chromosomes-filles à l'anaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 398.)

FIG. **90**. *Alsophila phalerata*. — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **91**. *A. Marshalliana*. — Télophase ; en *a* le chromosome paraît présenter une très faible alvéolisation. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **92**. *Dryopteris mollis* (méristème radiculaire). — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 377, 385.)

FIG. **93**. *D. mollis* (tissu archésporial). — Télophase, stade un peu antérieur à celui de la FIG. **92**. Obj. 2, Oc. 12. (Pages 312, 374, 385.)

FIG. **94**. *D. mollis* (tissu archésporial). — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 374, 385.)

FIG. **95**. *D. mollis*. — Prophase, stade assez avancé ; les chromosomes montrent encore çà et là des indices de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18 (Pages 315, 391.)

(1) La gouttelette nucléolaire située à la partie supérieure de la figure aurait dû être représentée comme touchant au chromosome. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

FIG. **96**. *D. mollis*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : le chromosome *1* est à insertion médiane, les autres à insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **97**. *Oleandra articulata*. — Télophase avancée. Obj 2, Oc. 12 (Page 312.)

FIG. **98**. *Phyllitis Scolopendrium*. — Chromosomes télophasiques; en *a* un indice d'alvéolisation. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **99**. *P. Scolopendrium*. — Prophase : filaments flexueux à un stade un peu antérieur à celui de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. **100**. *P. Scolopendrium*. — Fin de prophase : la division longitudinale des chromosomes est encore bien visible. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **101**. *Doodia aspera*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : les chromosomes *1* et *2* sont à insertion médiane, le chromosome 3 à insertion médiane, les autres à insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **102**. *D. aspera*. — Chromosomes métaphasiques vus de face : le chromosome *1* est à insertion médiane. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **103**. *Adiantum capillus-Veneris*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315 )

FIG. **104**. *Polypodium aureum*. — Télophase Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 366 )

FIG. **105**. *P. aureum*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 12. (Page 313.)

FIG. **106**. *P. aureum*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **107**. *P. aureum*. — Fin de prophase : division longitudinale bien apparente. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **108**. *P. aureum*. — Chromosomes métaphasiques vus de face. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **109**. *P. vulgare*. — Début de télophase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 312.)

## PLANCHE IV.

FIG **110**. *P. vulgare*. — Télophase : chromosomes non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **111**. *P. vulgare*. — Télophase : chromosomes non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **112**, **113**, **114**. *P. vulgare*. — Télophase : chromosomes non alvéolisés et chromosomes au moins en partie alvéolisés Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **115**. *P. vulgare*. — Chromosomes d'un noyau de télophase avancée. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **116**. *P. vulgare*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 12. (Page 313.)

FIG. **117**. *P. vulgare*. — Noyau interphasique; en *a* et en *b* deux petites mailles (1). Obj. 2, Oc. 18. (Page 313 )

FIG. **118**. *P. vulgare*. — Prophase : début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. **119**. *P. vulgare*. — Prophase : même stade Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

FIG. **120**. *P. vulgare*. — Prophase : stade ultérieur (filaments flexueux). Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. **121**. *P. vulgare*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **122**. *P. vulgare*. — Métaphase vue de face; en *a* une scission transversale. Obj. 2. Oc. 18. (Page 406.)

FIG. **123**. *P. vulgare* forma *cornubiense*. — Télophase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 366 )

FIG. **124**. × *P. Schneideri*. — Télophase avancée : filaments chromosomiques dimorphes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 312, 313, 365.)

FIG. **125**. × *P. Schneideri*. — Noyau interphasique : filaments chromosomiques dimorphes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 314, 365.)

FIG. **126**. × *P. Schneideri*. — Noyau interphasique : filaments chromosomiques dimorphes. *Bouin*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313, 365.)

FIG **127**. × *P. Schneideri*. — Prophase : filaments chromosomiques devenus semblables (noyau d'une cellule du plérome). Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. **128**. × *P. Schneideri*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale (noyau de l'initiale de la racine). Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **129**. *Ceratopteris thalictroides* — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **130**. *Gleichenia flabellata*. — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **131**. *G. flabellata*. — Noyau interphasique. Ob. 2, Oc. 12. (Page 312.)

FIG. **132**. *Marsilea quadrifolia*. — Fin de télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. **133**. *M. quadrifolia* — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313, 371.)

FIG. **134**. *M. quadrifolia*. — Prophase : début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

FIG. **135**. *M. Drummondii*. — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312 )

FIG. **136**. *M. Drummondii*. — Métaphase; nombreux globules nucléolaires dans le fuseau. Obj. 2. Oc. 12. (Page 382.)

FIG. **137**. *Pilularia globulifera*. — Noyau interphasique (cellule du plérome). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313, 371 )

FIG. **138**. *P. globulifera*. — Prophase : début du phénomène d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

---

(1) Cette figure a été mal reproduite. Page 313, on trouvera un dessin dans le texte, dessin beaucoup plus fidèle, FIG. **A**. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

FIG. **139**. *P. globulifera.* — Prophase : division longitudinale des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **140** et **141**. *P. globulifera.* — Chromosomes anaphasiques près du pôle; quelques-uns sont en **V** à branches inégales. Obj. 2, Oc. 18. (Page 316.)

FIG. **142**. *Ophioglossum vulgatum* — Télophase avancée. Obj. 2, Oc. 18 (Page 312.)

FIG. **143**. *O. vulgatum.* — Métaphase vue de face. Obj. 2, Oc. 12. (Page 315.)

FIG. **144**. *O. vulgatum.* — Métaphase : portion de figure vue du pôle. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. **145**. *O. vulgatum.* — Anaphase avancée. Obj. 2, Oc. 12. (Page 316.)

FIG. **146**. *Azolla caroliniana.* — Tassement polaire des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 316.)

FIG. **147** et **148**. *A. caroliniana.* — Télophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 317.)

FIG. **149**. *A. caroliniana.* — Télophase, stade plus avancé. Obj 2, Oc. 18 (Page 317.)

FIG. **150** et **151**. *A. caroliniana.* — Noyau interphasique d'une cellule du plérome. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 317, 371, 378.)

FIG. **152** et **153**. *A. caroliniana.* — Noyau interphasique d'une cellule du dermatogène Obj. 2, Oc. 18 (Pages 317, 371, 378.)

## PLANCHE V.

FIG. **154** et **155**. *A. caroliniana.* — Noyau interphasique d'une cellule du calyptrogène. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 317, 371, 378.)

FIG. **156**. *A. caroliniana.* — Début de la prophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 318.)

FIG. **157**. *A. caroliniana.* — Fin de la prophase : division longitudinale des chromosomes (visible dans les chromosomes *a*, *b*, *c*). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 378.)

FIG. **158**. *A. caroliniana.* — Métaphase vue de face. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 394.)

FIG. **159**. *A. caroliniana.* — Anaphase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 318.)

FIG. **160**. *Salvinia auriculata* — Télophase. Obj. 2, Oc. 18 (Page 319.)

FIG. **161**. *S. auriculata.* — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 378.)

FIG. **162**, **163** (1), **164**, **165** (1). *S. auriculata.* — Noyau interphasique avec cristalloïdes protéiques. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 378.)

FIG. **166**. *S. auriculata.* — Fin de prophase : division longitudinale visible dans quelques chromosomes (*a* et *b*). Obj. 2, Oc. 18 (Pages 319, 378.)

FIG. **167**. *S. auriculata.* — Métaphase vue de face; on remarquera un cristalloïde à la limite du fuseau et du cytoplasme. Obj. 2, Oc 18. (Pages 319, 394.)

FIG. **167** bis. *S. natans.* — Noyau interphasique. Obj 2, Oc 18. (Page 319.)

(1) Un corpuscule chromosomique a été par erreur représenté comme ayant une partie centrale claire. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

FIG. **168**. *Blechnum occidentale.* — Télophase. Obj. 1,5, Oc 8. (Page 320.)

FIG. **169** *B. occidentale.* — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18 (Pages 320, 321.)

FIG. **170**. *B. occidentale* — Chromosomes télophasiques non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 320 )

FIG. **171**. *B occidentale.* — Interphase (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 321.)

FIG. **172**. *B. occidentale.* — Prophase : bandes alvéolisées (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 321.)

FIG. **173**. *B. occidentale.* – Prophase : transformation des bandes en filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 321.)

FIG. **174**. *B. occidentale.* — Prophase : stade des filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 321.)

FIG. **175**. *B. occidentale.* – Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 322.)

FIG. **176** *B. occidentale.* — Prophase : disparition apparente de la fente de division longitudinale; elle est encore visible dans les chromosomes *1* et *2*. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 322.)

FIG. **177**. *B. occidentale.* — Métaphase vue du pôle : chromosomes périphériques montrant les uns une insertion terminale, les autres (*1*, *2*, *3*) une insertion intermédiaire. Obj. 2, Oc. 18. (Page 322.)

FIG. **178**. *B. occidentale.* — Chromosomes anaphasiques. Obj. 2, Oc. 18. (Page 322.)

FIG **179**. *Trichomanes radicans.* — Début du tassement polaire des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **180**. *T. radicans.* — Chromosome télophasique alvéolisé. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **181**. *T. radicans* — Télophase : transformation de chromosomes en filaments à contour en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12 (Page 323.)

FIG. **182**. *T. radicans.* – Prophase : bandes chromosomiques alvéolisées au début du processus d'anachromase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG **183**. *T. radicans.* — Prophase : passage des bandes aux filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **184**. *T radicans.* – Prophase : stade des filaments en zigzag; certains filaments ont déjà rectifié leur irrégularité. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **185**. *T. radicans* — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **186**. *Marattia fraxinea.* — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 323.)

FIG. **187**. *M. fraxinea*. — Prophase : bandes chromosomiques alvéolisées. Obj. 2, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **188**. *M. fraxinea*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 2, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. **189**. *M. fraxinea*. – Prophase : stade ultérieur. Obj. 2, Oc. 18. (Page 323.)

FIG. **190**. *Angiopteris d'Urvilleana*. — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 323.)

## PLANCHE VI. (1)

FIG. **191**. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Métaphase vue du pôle (cellule périblématique du sommet du rhizome) : 24 chromosomes env.

**B**. Partie des chromosomes situés dans la coupe précédente; **C**. Partie des chromosomes situés dans la coupe suivante. *Flemming fort*. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 334, 336, 348, 351, 406.)

FIG. **192**. *H. tunbridgense*. — Métaphase vue du pôle (cellule apicale d'une feuille) : 24 chromosomes env. A gauche de la figure, une déchirure a entraîné l'arrachement des portions *a* et *a'* d'un chromosome. Le chromosome *r* présente une large entaille. On remarquera les anastomoses entre chromosomes.

**B**. Partie des chromosomes situés dans la coupe précédente. **C**. Partie des chromosomes situés dans la coupe suivante. *Flemming fort*. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 334, 336, 348, 351, 379, 406.)

FIG. **193**. *Alsophila excelsa*. — Métaphase vue du pôle : 138 chromosomes environ. Obj. 2, Oc 18. (Pages 334, 337.)

FIG. **194**. *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*. — Métaphase vue du pôle : 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. **195**. *D Filix-mas* subsp. *eu-Filix mas* var. *Borreri*. – Métaphase vue du pôle : 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. **196**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*. — Métaphase vue du pôle . 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG **197**. *Saccoloma domingense*. — Métaphase vue du pôle : 90 chromosomes environ Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 351, 398.)

FIG. **198** *Dennstædtia cornuta*. — Métaphase vue du pôle :

**A**. Chromosomes périphériques (35); on remarquera des éléments de longueur différente, 3 μ environ (chromosomes *A*) et 5 μ environ (chromosomes *B*); les chromosomes numérotés de 1 à 9 possèdent une insertion intermédiaire.

**B**. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (35 chromosomes).

**C** Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (22 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 92. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 334, 335, 347, 351, 398.)

(1) Les indications relatives aux figures de cette planche portent par erreur « Polypodiacées (194-213) ». Il faut lire 205 au lieu de 213. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

FIG **199**. *Phyllitis Scolopendrium* — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; on remarquera des anastomoses entre chromosomes Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 337, 349, 379.)

FIG. **200**. *Ph. Scolopendrium* forma *crispum*. – Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; en *a*, une solution de continuité de la substance chromosomique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 337, 349, 406.)

FIG. **201**. *Ph. Scolopendrium* forma *ramo-marginatum*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; on remarquera le calibre bien plus faible des chromosomes que dans le *Ph. Scolopendrium* type et forma *crispum*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. **202**. *Asplenium Adiantum-nigrum* subsp. *nigrum* var. *argutum*. — Métaphase vue du pôle : 124 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Page 335.)

FIG. **203**. *Woodwardia radicans*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335.)

FIG. **204**. *Adiantum capillus-Veneris* — Métaphase vue du pôle : 62 chromosomes au minimum; en α et β probablement deux fragments arrachés à des chromosomes; le chromosome *1* possède une insertion subterminale. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 338, 348, 379, 398.)

FIG. **205**. *A. cuneatum*. – Métaphase vue du pôle :

**A.** Chromosomes périphériques (38).

**B.** Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (30 chromosomes).

**C.** Sections optiques des chromosomes visibles au plan inférieur (46 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 144. Obj. 2 Oc. 18. (Pages 334, 335, 338, 348.)

## PLANCHE VII.

FIG. **206** *Pteris cretica* (exemplaire de culture). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351.)

FIG. **207**. *P. cretica* (exemplaire de culture). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ; on remarquera des éléments de longueur différente, 2,25 μ environ (chromosomes *A*) et 3 μ environ (chromosomes *B*). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 347, 351.)

FIG **208**. *P. cretica* (exemplaire de culture). – Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351, 398.)

FIG. **209**. *P. cretica* (exemplaire sauvage provenant d'Erbalunga, Corse). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ; on remarquera des anastomoses entre les chromosomes *1* et *2*. Obj 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351, 398.)

FIG. **210**. *P. cretica* var. *Ouvrardii*. — Métaphase vue du pôle : 120 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18 (Pages 335, 338.)

FIG. **211**. *P. cretica* var. *albo-lineata*. — Métaphase vue du pôle :

**A.** Chromosomes périphériques (34); on remarquera des éléments de longueur différente, 4 μ environ (chromosomes *A*) et 2,80 μ environ (chromosomes *B*).

**B.** Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (26 chromosomes).

**C** Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (20 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 80. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335, 338, 347 )

FIG. **212**. *P. multifida.* — Métaphase vue du pôle :

**A**. Chromosomes périphériques (45).

**B**. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (46 chromosomes).

**C**. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (19 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 110. Obj. 2, Oc 18. (Pages 334, 335.)

FIG. **213**. *P. dentata.* — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 335.)

FIG. **214**. *P. tremula.* - Métaphase vue du pôle :

**A**. Chromosomes périphériques (66).

**B**. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (95 chromosomes).

**C**. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (33 chromosomes environ). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 194. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335, 339.)

FIG. **215**. *Polypodium aureum.* — Métaphase vue du pôle : 72 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 379.)

FIG. **216**. *Ceratopteris thalictroides.* — Métaphase vue du pôle : 140 chromosomes environ ; on remarquera un certain nombre de chromosomes à insertion intermédiaire et des chromosomes de longueurs diverses (les plus longs atteignent environ 12 μ). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 339, 347.)

FIG. **217**. *Lygodium japonicum.* — Métaphase vue du pôle : 90 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315. 335, 379.)

FIG. **218**. *Leptopteris superba.* — Métaphase vue du pôle 42 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 339.)

FIG. **219**. *Osmunda cinnamomea.* — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes; le chromosome *1* présente une scission transversale; en *2* un petit fragment arraché à un chromosome. Obj. 2, Oc. 18 (Pages 336, 342, 379, 406.)

FIG. **220**. *O. regalis* var. *obtusiuscula.* — Métaphase hétérotypique vue du pôle : 22 chromosomes *Bouin*. Obj. 2, Oc. 12. (Page 341.)

FIG. **221**. *O. regalis* var. *Plumieri.* — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes; le chromosome *1* est formé de deux tronçons, dus certainement à un arrachement qui s'est produit au niveau d'une scission transversale. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 336, 340.)

## PLANCHE VIII.

FIG. **222**. *O. regalis* var. *Plumieri*. — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 336, 340.)

FIG. **223** et **224**. *Azolla carolinana*. — Métaphase vue du pôle : 48 chromosomes; on remarquera les anastomoses entre chromosomes. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 336, 347, 351, 379, 395.)

FIG. **225** et **226**. *Salvinia auriculata*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes; on remarquera les anastomoses entre chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 336, 347, 351, 379, 395.)

FIG. **227** *Marsilea quadrifolia*. — Métaphase vue du pôle : 32 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 336.)

FIG. **228**, **229**, **230**, **231**, **232**, **233**. *Pilularia globulifera*. — Métaphase vue du pôle : 26 chromosomes. *Flemming fort*. Obj. 2, Oc 18. (Pages 315, 336, 343, 351.)

FIG. **234**. *Angiopteris evecta*. — Métaphase vue du pôle : 80 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 323, 336 )

FIG. **235** *A d'Urvilleana*. — Métaphase vue du pôle : 80 chromosomes environ; en *a* une scission transversale d'un chromosome. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 323, 336, 406.)

FIG. **236**. *Marattia fraxinea*. — Métaphase vue du pôle : 72 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Page 336.)

FIG. **237**. *Nephrolepis exaltata* forma *Piersonii*. — Portion d'une métaphase vue du pôle : chromosomes périphériques de longueur inégale, 2 μ env. (chromosome *A*), 2,50 μ env. (chromosomes *B*), 4 μ env. (chromosomes *C*), 4,50 μ env. (chromosome *D*), 5,50 μ env. (chromosome *E*). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 347.)

FIG. **238**. *Dryopteris setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes *A*), 1,50 μ env. (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosomes *C*), 2,50 μ env. (chromosome *D*), 3 μ env. (chromosomes *E*). Obj. 2, Oc 18. (Page 347.)

FIG. **239**. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1,50 μ env. (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosomes *C*), 2,50 μ env. (chromosome *D*), 3 μ env. (chromosomes *E*). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347 )

FIG. **240**. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes *A*), 1,50 μ env (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosomes *C*), 2,50 μ env. (chromosomes *D*), 3 μ env. (chromosomes *E*) Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. **241**. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosome *A*), 1,50 μ env. (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosome *C*), 2,50 μ env. (chromosomes *D*), 3 μ env. (chromosomes *E*). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. **242**. *D. setigera*. – Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes *A*), 1,50 μ env. (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosomes *C*), 2,50 μ env. (chromosome *D*), 3 μ env. (chromosomes *E*). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. **243**. *D setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du dermatogène) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 50 μ env. (chromosomes *B*), 2 μ env. (chromosomes *C*), 2,50 μ env. (chromosome *D*), 4 μ env. (chromosome *F*). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. **244**. *Woodwardia radicans*. — Origine des « caryosomes ». (Noyau d'une cellule du périblème, proche de l'initiale) : en *a* et *b*, on remarque deux points nodaux plus fortement colorés. Obj. 2, Oc. 18 (Page 403.)

FIG. **245**. *W. radicans*. — Origine des « caryosomes ». (Noyau d'une cellule du périblème, 12e cellule au-dessus de l'initiale). Obj. 2, Oc 18. (Page 403.)

FIG. **246**. *W. radicans*. – « Caryosomes » dans un noyau d'une cellule du périblème (6e cellule au-dessus de l'initiale). en *a* une gouttelette vacuolisée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. **247**. *W radicans*. — « Caryosomes » dans un noyau d'une cellule du dermatogène (13e cellule au-dessus de l'initiale). Obj 2, Oc. 18. (Page 403 )

FIG. **248** *W. radicans*. — Noyau d'une cellule âgée du dermatogène : les « caryosomes » sont volumineux, le « réseau » chromosomique à peine coloré. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. **249**. *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*. — Origine des « caryosomes » (Noyau d'une cellule du périblème, proche de l'initiale). Obj. 2, Oc. 18. (Page 403 )

FIG. **250**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — « Caryosomes » indépendants des filaments chromosomiques et vacuolisés. (Noyau d'une cellule du périblème, 4e cellule au-dessus de l'initiale.) Obj. 2, Oc 18. (Page 403.)

FIG. **251**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Noyau d'une cellule du périblème de la région sous-méristématique : « caryosomes » plus développés que dans la FIG. **249**. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. **252**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. Noyau âgé d'une cellule du dermatogène : « caryosomes » vacuolisés, volumineux, « réseau » chromosomique presque indistinct. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403 )

FIG. **253**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Métaphase dans une cellule de la région sous-méristématique : présence de « caryosomes » vacuolisés, à la limite du fuseau et du cytoplasme. Obj. 2, Oc. 12. (Page 403.)

FIG. **254**. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Stade de télophase dans une cellule du périblème de la région sous-méristématique : présence de « caryosomes » vacuolisés, au voisinage des deux noyaux-filles Obj 2, Oc. 12. (Page 403.)

FIG. **255**. *Ephedra fragilis*. — Télophase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 359.)

FIG. **256**. *E. fragilis*. — Télophase : stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 359.)

FIG. **257**. *Carex ligerica*. - Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. **258** et **259**. *C. ligerica*. - Prophase : stade d'allongement des chromosomes. Obj. 2, Oc 18 (Page 378.)

FIG. **260** *C. ligerica*. — Fin de prophase : les chromosomes se sont raccourcis. Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. **261**. *C. plantaginea*. — Prophase : stade d'allongement des chromosomes (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. **262**. *C. plantaginea*. — Prophase : les chromosomes se sont raccourcis (fond de noyau). Obj 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. **263**. *C. plantaginea*. — Métaphase vue du pôle : chromosomes groupés en séries linéaires. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 378, 395.)

FIG. **264**, **265**, **266**. *Juncus conglomeratus*. — Métaphase vue du pôle ; chromosomes groupés en séries linéaires. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 386, 395.)

# TABLE DES MATIÈRES.

PAGE.

*Introduction* . . . . . 255

*Matériel et technique* . . . . . 259

I. Matériel . . . . . 259

II. Technique . . . . . 261

PREMIÈRE PARTIE.

## ÉVOLUTION CARYOCINÉTIQUE DES CHROMOSOMES

*I Aperçu bibliographique* . . . . . 265

Section I. . . . . 266

§ I. La catachromase . . . . . 266

A. Persistance de l'élément chromosomique . . . . 267

1° Alvéolisation . . . . . 267

2° Division longitudinale catachromasique . . . . 269

3° Spiralisation . . . . . 270

4° Scission en granules . . . . . 271

5° Étirement, processus aboutissant à la formation d'agrégats chromatiques et absence de modifications morphologiques . . . 272

Indépendance ou aboutement des chromosomes . . . 273

Les anastomoses . . . . . 273

B. Dissolution de l'élément chromosomique . . . . 273

§ II. L'interphase . . . . . 275

§ III. L'anachromase . . . . . 276

A. Formation des chromosomes définitifs . . . . 276

1° Bandes alvéolisées donnant naissance à des chromosomes définitifs ou à des filaments en zigzag . . . . . 277

2° Bandes doubles . . . . . 278

3° Spirales . . . . . 279

4° Édification des chromosomes à partir de granules . . . 279

5° Édification des chromosomes à l'aide de filaments simples, non disposés en spirale ou à partir d'agrégats chromatiques . . . 280

6° Édification des chromosomes après dissolution . . . 281

Indépendance ou aboutement des chromosomes . . . 281

B. La division longitudinale . . . . . 282

§ IV. La métaphase et l'anaphase . . . . . 283

Section II. Recherches sur les Ptéridophytes . . . . . 285

§ I. La catachromase . . . . . 286

1° Les chromosomes subissent une alvéolisation . . . 286

2° Les chromosomes sont le siège d'une division longitudinale . . 286

3° Les chromosomes ne subissent ni alvéolisation ni division longitudinale . 287

PAGE

§ II. L'interphase . . . . . 287
§ III. L'anachromase . . . . . 289
§ IV. La métaphase et l'anaphase . . . . . 291

*II. Observations personnelles* . . . . . 292

CHAPITRE I.

## Hymenophyllum tunbridgense et espèces se rattachant à ce type.

*1. Hymenophyllum tunbridgense* . . . . . 293
§ I. Le tassement polaire et la catachromase . . . . 293
§ II. L'interphase . . . . . 294
§ III. L'anachromase . . . . . 296
1° Stade des bandes alvéolisées . . . . . 296
2° Stade de passage des bandes aux filaments en zigzag . . 296
3° Stade des filaments en zigzag . . . . . 297
4° Stade d'apparition de la division longitudinale . . . 298
5° Fin de l'anachromase . . . . . 299
§ IV. La métaphase . . . . . 299
§ V. L'anaphase . . . . . 300

*2 Espèces se rattachant au type de l'Hymenophyllum tunbridgense* . . 301
α. Hymenophyllum asplenioides, demissum et fucoides . . . 301
β. Trichomanes reniforme et Colensoi . . . . . 302
γ. Leptopteris superba . . . . . 302
δ. Osmunda cinnamomea et regalis . . . . . 304

CHAPITRE II.

## Pteris cretica et espèces se rattachant à ce type.

*1. Pteris cretica* . . . . . 305
§ I. Le tassement polaire et la catachromase . . . . 305
§ II. L'interphase . . . . . 306
§ III. L'anachromase . . . . . 307
1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale . . 307
2° Stade de l'apparition de la division longitudinale . . . 308
3° Fin de l'anachromase . . . . . 309
§ IV. La métaphase . . . . . 309
§ V. L'anaphase . . . . . 310

*2. Espèces se rattachant au type du Pteris cretica* . . . . 310
A. Catachromase . . . . . 312
B. Interphase . . . . . 313
C. Anachromase . . . . . 314
D. Métaphase . . . . . 315
E. Anaphase . . . . . 316

CHAPITRE III.

**Azolla caroliniana; Salvinia auriculata et S. natans** . . 316

*1. Azolla caroliniana* . . . . . 316
§ I. Le tassement polaire et la catachromase . . . . 316
§ II. L'interphase . . . . . 317
§ III. L'anachromase . . . . . 317
§ IV. La métaphase et l'anaphase . . . . . 318

*2. Salvinia auriculata et S. natans* . . . . . 319

CHAPITRE IV.

**Blechnum occidentale et espèces se rattachant à ce type** . 320

*1. Blechnum occidentale* . . . . . 320
§ I. Le tassement polaire et la catachromase . . . . 320
§ II. L'interphase . . . . . 321
§ III. L'anachromase . . . . . 321
§ IV. La métaphase et l'anaphase . . . . . 322

*2. Espèces se rattachant au type du Blechnum occidentale* . . . 322

DEUXIÈME PARTIE.

**LES CARACTÈRES DE NOMBRE, DE DIMENSIONS ET DE GROUPEMENT DES CHROMOSOMES.**

CHAPITRE I.

*Le nombre des chromosomes* . . . . . 325
A. État de la question . . . . . 325
B. Observations personnelles . . . . . 333

CHAPITRE II.

*Les dimensions des chromosomes* . . . . . 344
A. État de la question . . . . . 344
1° Longueur des chromosomes . . . . . 344
2° Épaisseur des chromosomes . . . . . 345
B. Observations personnelles . . . . . 346
1° Longueur des chromosomes . . . . . 346
2° Épaisseur des chromosomes . . . . . 348

CHAPITRE III.

*Le groupement des chromosomes* . . . . . 349
A. État de la question . . . . . 349
B. Observations personnelles . . . . . 350

TROISIÈME PARTIE.

**DISCUSSION.**

CHAPITRE I.

*Les phénomènes catachromasiques et anachromasiques* . . . . 353
§ I. Se produit-il une destruction télophasique des chromosomes . . 353

§ II. Nature des phénomènes catachromasiques . . . . 357
I. Type des chromosomes « alvéolisés » . . . . . 357
II. Type des chromosomes non alvéolisés . . . . . 364
§ III. Mode de formation et rôle des anastomoses . . . . 366
§ IV. Le noyau interphasique et quiescent . . . . . 368
§ V. Les phénomènes anachromasiques . . . . . 372
1° Évolution avec bandes alvéolisées . . . . . 373
2° Évolution sans bandes alvéolisées . . . . 377
3° Allongement et raccourcissement des chromosomes . . . 377
4° Disparition des anastomoses . . . . . 378
5° Chromosomes prophasiques et enchylème nucléaire . . . 379
§ VI. Relations des phénomènes catachromasiques et anachromasiques avec le nucléole 379
1° Relation entre chromosomes et nucléoles à la catachromase . . 379
2° Relation entre chromosomes et nucléoles à l'anachromase . . 382

CHAPITRE II.

*Les diverses modalités chromosomiques* . . . . . 383

CHAPITRE III.

*La division longitudinale des chromosomes* . . . . . 387
§ I. Période où apparaît la division longitudinale . . . . 387
§ II. Nature du processus de division longitudinale . . . . 392

CHAPITRE IV.

*La métaphase et l'anaphase* . . . . . 394
§ I. Forme, dimensions et insertion des chromosomes métaphasiques. . . 394
§ II. Groupement des chromosomes . . . . . 395
§ III. Séparation des chromosomes-filles . . . . . 398
§ IV. Le tassement polaire . . . . . 399

CHAPITRE V.

*Constitution et structure de l'élément chromosomique* . . . . 400
1. Chromatine et linine . . . . . 400
2. Consistance de l'élément chromosomique. Est-il pourvu d'une membrane . 404
3. Solutions de continuité de la substance des chromosomes . . 405

CHAPITRE VI.

*La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées — L'autonomie et le nombre des chromosomes* . . . . . 408
§ I. La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées . . 408
§ II. L'autonomie et le nombre des chromosomes . . . . 411

*Conclusions* . . . . . 418

*Bibliographie* . . . . . 429

*Explication des figures* . . . . . 443

# APPENDICE.

Depuis le dépôt de mon mémoire, ont paru quelques travaux, — dont certains importants, — qu'il m'a semblé nécessaire de mentionner; j'en discuterai aussi les conclusions. On peut les grouper sous les rubriques suivantes :

I. *Évolution chromosomique;*
II. *Dimensions et nombre des chromosomes;*
III. *Structure de l'élément chromosomique.*

## I. Évolution chromosomique.

En octobre 1920, Sharp a publié une intéressante étude sur les chromosomes somatiques du *Tradescantia virginica* (1). Il trouve chez cette espèce une évolution identique à celle qu'il avait signalée pour le *Vicia Faba* et dont, de mon côté, j'ai reconnu le bien-fondé en ce qui concerne plusieurs Filicinées : à la télophase, alvéolisation ne pouvant en aucune sorte s'interpréter comme une division longitudinale, et cela encore plus nettement dans le *Tradescantia*, puisque 2 ou 3 alvéoles occupent souvent la largeur des chromosomes; présence de bandes alvéolisées au début de la période prophasique, bandes qui sont les mêmes que celles de la période télophasique; transformation de ces bandes en un filament mince zigzagant, dans lequel apparait la division longitudinale, ce dernier processus pouvant toutefois, semble-t-il à l'auteur, englober occasionnellement des espaces alvéolaires d'origine télophasique.

Sharp, bien que n'admettant pas chez le *Tradescantia* l'existence d'un spirème prophasique absolument continu, croit à la possibilité de l'aboutement de plusieurs chromosomes, car le nombre des extrémités chromosomiques apparentes lui semble beaucoup moindre que celui auquel on devrait s'attendre si tous les éléments étaient libres entre eux. A mon

(1) Sharp, L., W. : *Somatic chromosomes in* Tradescantia; American Journ. of Bot., VII, 341-354, Pls. 22 et 23 (1920).

avis, il n'est pas invraisembable, malgré tout, que des chromosomes puissent se réunir par leurs extrémités, étant donnée leur nature assez visqueuse, mais ce ne serait là certainement qu'une disposition *tout à fait exceptionnelle*. L'argument invoqué par le savant cytologiste américain me paraît avoir une assez faible valeur, car dans un noyau de la période prophasique, — je le sais par expérience, — il est fort difficile, pour ne pas dire souvent matériellement impossible, de reconnaître *toutes* les extrémités chromosomiques, d'autant plus qu'un noyau entier n'occupe que très rarement une seule section. Absolument aucun indice, dans les nombreuses espèces que j'ai étudiées, tant de Ptéridophytes que de Phanérogames, n'a pu me laisser croire à l'aboutement de certains chromosomes. Ce qui pourrait peut-être le faire supposer, si on se contentait d'examiner un seul stade, c'est la présence, chez certaines espèces, d'éléments manifestement plus longs les uns que les autres. Cela ne prouve pas que ces chromosomes plus allongés viennent de se former par union de chromosomes plus petits, puisque nous retrouvons, à la métaphase, cette disposition des éléments chromosomiques, alors qu'ils sont devenus des chromosomes définitifs.

En décembre 1920 a paru un mémoire de Bolles Lee (1), dans lequel, s'appuyant surtout sur des faits observés par lui chez les animaux (principalement les Amphibiens), mais qu'il étend aussi aux végétaux (*Paris quadrifolia*, en particulier), l'auteur renverse certaines données qui nous semblaient définitivement acquises. Son étude comprend deux parties, l'une traitant de la structure des chromosomes, l'autre du mécanisme de leur division. Laissant de côté pour l'instant le premier point, nous allons résumer les assertions du savant anglais, en ce qui concerne la division des chromosomes.

Au stade de couronne polaire, les chromosomes sont disposés en V (l'apparence d'une branche plus courte serait surtout due à une inégalité de contraction). Lorsque l'on passe au tassement polaire, la divergence entre les branches des V devient beaucoup plus prononcée, car ces branches se rapprochent et se juxtaposent intimement suivant leur longueur. A la télophase, les éléments chromosomiques se présentent donc avec une structure double et consistent en deux filaments rapprochés et plus ou moins entortillés. Il s'est produit une *division transversale* de chromosomes en leur milieu, au point de courbure.

(2) Bolles Lee, A. : *The structure of certain chromosomes and the mecanism of their division:* Quart. Journ. of microsp. Sc., LXV, Part 1, 1-32, Pls. 1 et 2 (1920).

Il est évident pour moi, dit Bolles Lee, que le repliement des branches peut être retardé et ne s'effectuer qu'à un moment de la formation du spirème ou même à une période avancée de son évolution. Dans ce cas, les branches passent à travers l'interphase à un état plus ou moins divariqué, ce qui donne aux figures un facies très différent de celles des noyaux dans lesquels le rapprochement « parasyndétique » des branches a lieu à la télophase. Dans les deux cas, le mécanisme de la division chromosomique est le même en principe : il n'y a pas division longitudinale, mais division transversale.

En résumé, *la division transversale des chromosomes, s'effectuant au point de repliement des deux branches dont ils sont constitués, se produit soit à la télophase, soit à la période prophasique.*

Ces faits, — s'ils sont exacts, — ne paraissent pas du tout s'appliquer aux chromosomes végétaux.

Nous ferons ressortir les points suivants :

1° Il faut de prime abord éliminer le principe d'une division transversale télophasique pour tous les cas où les chromosomes, étant insérés terminalement à la métaphase, se présentent comme des éléments droits; tel est, par exemple, le cas du *Galtonia candicans*. Le tronçonnement pourrait alors se produire durant la prophase; nous envisagerons cette hypothèse dans un instant.

Chez beaucoup d'espèces, les chromosomes étant les uns à insertion médiane, les autres à insertion intermédiaire et se présentant dès lors comme des V à branches égales ou inégales (ce fait est une conséquence du mode d'insertion fusoriale et non d'une inégalité de raccourcissement des branches ou encore d'une illusion d'optique, la branche postérieure d'un chromosome en V pouvant paraître plus courte que l'antérieure), il faudrait admettre que le tronçonnement se produirait à la télophase pour les uns (V à branches égales), à la prophase pour les autres, en supposant toutefois que dans ce dernier cas la scission n'intéresserait pas le point primitivement replié, mais qu'il s'effectuerait un nouveau phénomène de courbure amenant le chromosome à se replier *exactement* en deux moitiés égales.

Tout ceci nous paraît a priori fort peu vraisemblable.

2° Il est certain que les branches des chromosomes en V se rapprochent lors du tassement polaire, en même temps que tout le groupe chromosomique se concentre; sur ce point nous sommes parfaitement d'accord avec Bolles Lee. Mais, lorsque le jeune noyau s'est reconstitué, on ne

constate pas que chaque branche vienne s'appliquer étroitement sur sa congénère et s'entortille même avec elle. Chez bon nombre de végétaux, je citerais en particulier l'*Hymenophyllum tunbridgense*, on peut, dans les noyaux en pleine période télophasique, reconnaître des chromosomes en V à branches écartées (cf. FIG. 6 de mon mémoire). Il faut donc penser encore que la division pourra ne s'effectuer qu'à la prophase.

3° L'examen des stades de prophase apporte au surplus des arguments très probants à l'encontre de la thèse de BOLLES LEE

Selon le cytologiste anglais, ce que nous prenions pour division longitudinale ne représente que les deux branches d'un chromosome replié, branches intimement associées. Il admet en conséquence un duplicisme chromosomique depuis le début de la prophase jusqu'à l'interphase suivante; or, nous savons, et j'en ai apporté, je crois, des preuves qui me paraissent indiscutables en ce qui concerne les Filicinées et même les Phanérogames, que ce prétendu duplicisme n'est pas l'expression de la réalité ; nous voyons se produire un *clivage longitudinal* réel dans des filaments succédant soit à des bandes alvéolisées, soit à des éléments non alvéolisés. Cet argument est décisif contre la thèse d'une division transversale. Du reste, dans certaines espèces, les *Allium* en particulier, où les chromosomes montrent une remarquable polarité, on peut observer à tous les stades de télophase et de prophase la présence d'anses chromosomiques à concavité externe et dont les branches sont écartées, disposition d'origine métaphasique.

N'ayant pas étudié d'objets appartenant à la série animale, je ne puis songer à rejeter *de plano* la thèse de BOLLES LEE en ce qui les concerne, mais il me paraît fort peu vraisemblable que l'évolution de leurs chromosomes puisse différer sur le point si essentiel du mode de la division. Certaines figures données par l'auteur (1) semblent même devoir plaider contre son interprétation ; en effet, on y reconnaît des chromosomes en V, dont chaque branche présente des dualités, — plus exactement des figures d'alvéolisation, — de telle sorte que les soi-disant dualités de ces branches ne représenteraient pas celles des deux branches du V rapprochées.

J'ai publié une note préliminaire sur les processus de catachromase et d'anachromase chez le *Podophyllum peltatum* (2). J'attirerai ici l'attention sur deux points seulement :

(1) Fig. 47 : *Bombinator igneus* — « Telophase »; fig. 52 : *Triton palmatus* — « Late telophase »; fig. 53 : *B. igneus* — « Late telophase »; fig. 58 : *B. igneus* — « Early resting stage ».

(2) LITARDIÈRE (DE), R. : *Remarques au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux diploïdiques du Podophyllum peltatum* L.; C. R. Acad. Sc. Paris, CLXXII, 1066-1068, 25 avril 1921.

1° A savoir que cette espèce, contrairement aux assertions d'OVERTON (1909), montre bien des anastomoses entre les diverses bandes télophasiques dans des noyaux présentant tous les caractères d'une excellente fixation, de telle sorte que la production des anastomoses parait réellement un phénomène général à cette période ;

2° que les anastomoses ne proviennent pas d'une façon *exclusive*, comme je l'avais cru jusqu'alors, à la suite des recherches de GRÉGOIRE et WYGAERTS, d'un étirement qui s'effectuerait lors de la séparation de deux chromosomes un moment en contact. Dans une figure appartenant à un stade antérieur au tassement polaire, j'ai pu remarquer des anastomoses très nettes entre chromosomes voisins ; elles représentent des ponts de substance chromosomique s'étant produits entre deux éléments éloignés l'un de l'autre, sans doute par un processus comparable à une émission pseudopodique, ainsi que l'avait indiqué BOVERI (1904). Le mode de formation des anastomoses après séparation de chromosomes en contact est, en vérité, très réel et sans doute le plus fréquent, mais le fait que j'ai observé dans le *Podophyllum* m'a convaincu qu'il existait d'autres processus de formation et je partage à ce sujet l'opinion de STRASBURGER (1905), DEHORNE (1911), CLEMENS MÜLLER (1912), SHARP (1914[A]). La preuve que j'en apporte n'avait cependant pas encore été donnée jusqu'ici. Il ne faut pas oublier que les chromosomes sont des éléments vivants, formés d'une substance plus ou moins visqueuse, et il est fort compréhensible qu'il puisse s'établir entre eux des connexions autrement que par un processus purement mécanique.

## II. Dimensions et nombre des chromosomes

Dans l'important travail d'EMILE MARCHAL (1), les données suivantes constituent des addenda à diverses indications bibliographiques que j'ai relatées au cours de mon mémoire.

1° *Épaisseur des chromosomes* (Cf. II^e partie, chap. II).

MARCHAL confirme que des espèces voisines peuvent présenter des chromosomes d'épaisseur très différente et que ce caractère varie dans un individu même au cours du développement ontogénique.

(1) MARCHAL, E. : *Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale*; Mémoires Acad. Roy. de Belgique (cl. des Sciences), 2^e série, IV, 108 pp., Pls. 1-4 (1920; le mémoire a été rédigé en 1914).

2° *Nombre des chromosomes* (Cf. IIe partie, chap. I; IIIe partie, chap. VI).

1. Le mémoire de MARCHAL ne contient aucun renseignement original sur les Filicinées, ses recherches n'ayant porté que sur des Phanérogames; il renferme une liste des nombres chromosomiques connus pour toute la série végétale, liste établie en 1914. En ce qui concerne les Filicinées, nous constatons quelques omissions, ainsi les chiffres donnés pour l'*Osmunda regalis* sont uniquement ceux qui figurent dans l'étude de STRASBURGER de 1894, chiffres reconnus faux, nous le savons.

Deux nouveaux exemples (1) de plantes à 13 chromosomes haploïdiques y sont signalés : ce sont les *Campanula primulæfolia* et *Phyteuma chamælioides*.

2. Parmi les causes pouvant déterminer une augmentation du nombre des chromosomes, le savant professeur de Gembloux est d'avis qu'une des plus fréquentes doit être la scission transversale dont ils peuvent être le siège; ce fractionnement aurait évidemment pour conséquence une diminution de longueur de l'ensemble des éléments s'ils participent tous à ce phénomène et il en résulterait une différence de taille entre eux si le processus n'est que partiel.

Cette hypothèse est séduisante en vérité pour beaucoup de cas. Il est fort possible qu'elle soit applicable aux Filicinées, plantes chez lesquelles j'ai montré que les chromosomes, au moins dans certains groupes, présentaient une tendance manifeste à la segmentation transversale. Une étude de HANCE (1918) (2) sur l'*Œnothera scintillans*, l'un des mutants à 15 chromosomes dérivés de l'*Œ. Lamarckiana*, vient à l'appui de cette hypothèse. L'auteur a constaté une variation du nombre des chromosomes dans les cellules somatiques (de 15 à 21), variation due à une fragmentation des éléments.

3. MARCHAL est partisan de la constance du nombre des chromosomes (tout au moins dans les formes en état d'équilibre héréditaire parfait). « Le nombre des chromosomes, dit-il, apparait non seulement comme le caractère cytologique le plus tangible, mais encore le plus constant ». Il est d'avis que le biologiste doit accorder une grande valeur aux particularités des chromosomes (dimensions, nombre) dans la recherche de l'affinité des for-

(1) Cf. p. 342 de mon mémoire (à propos du *Pilularia globulifera*).

(2) HANCE, R., T. : *Variations in the number of somatic chromosomes in Œnothera scintillans* DE VRIES; Genetics, III, 225-275, 7 pls., 5 figs. (1918).

mes. Il serait téméraire d'affirmer, ajoute-t-il, que s'il y a désaccord entre le critérium morphologique, « c'est nécessairement la conception du systématicien qui est toujours la plus rapprochée de la vérité, c'est-à-dire qui traduit le mieux les affinités réelles existant entre les formes vivantes » et il poursuit : « Je pense, au contraire, que les caractères morphologiques, ces effets en somme secondaires et parfois modifiables de l'action des facteurs primordiaux de l'hérédité, expriment souvent assez mal la parenté vraie ».

Dans cet ordre d'idées, j'ai entrepris des recherches, — qui seront évidemment de longue haleine, — sur les *Festuca*, pour essayer de déterminer les affinités de certaines formes de ce genre si polymorphe, formes que l'on hésite souvent à rattacher à tel ou tel groupe en s'en tenant uniquement aux caractères externes ou même histotaxiques.

A la liste des nombres chromosomiques des Filicinées, je n'ai à ajouter qu'une seule indication nouvelle, celle concernant le *Botrychium obliquum* (Chamberlain, 1920) (1) : nombre diploïdique « bien au-dessus de 100 ».

## III. Structure des chromosomes.

J'ai mentionné plus haut que le mémoire de Bolles Lee de décembre 1920 renfermait un chapitre sur la structure des chromosomes, structure décrite par l'auteur comme totalement différente de celle que les cytologistes envisageaient jusqu'alors.

D'après le savant anglais, les chromosomes offriraient la structure suivante, bien visible à l'anaphase (2) :

Un *axe chromatique* (basophile), solide chez les animaux, creusé d'alvéoles chez les végétaux, entouré d'une *gaine d'enveloppe achromatique* (acidophile). A la surface de l'axe se trouve une spirale formée d'une substance un peu plus dense et plus résistante à la décoloration, mais faisant corps avec l'axe lui-même. Cette spirale ou *spirale périaxiale* est réunie à la gaine par des ligaments *(processus latéraux)* qui ne sont que des prolon-

(1) Chamberlain, J. : *Grouping and mutation in Botrychium;* Bot. Gaz., LXX, 387-398, 7 figs. (1920).

(2) Pour déceler les détails de structure chromosomique, Bolles Lee emploie une méthode très rapide de coloration à l'hématoxyline ferrique et qui a l'avantage de ne pas empâter les figures. Il mordance 2 minutes 1/2 dans l'alun à 4 %, puis fait agir l'hématoxyline à 0,5 % jusqu'à ce que les coupes apparaissent d'un gris foncé (pas plus de 4 minutes dans une vieille solution); la différenciation se fait en 1 ou 2 minutes. Le fixateur de choix, selon lui, est le liquide de Bouin.

gements de la substance de la spirale et forment ainsi une sorte de nageoire lamellaire spiralée tout le long de la spirale périaxiale. La gaine est une membrane tubulaire continue, extrêmement mince (son épaisseur serait d'environ 1/20 de micron), de calibre irrégulier; entre la membrane et l'axe chromosomique se trouve une substance claire, entièrement achromatique, liquide ou gélatineuse.

La description de Bolles Lee a été surtout faite d'après son matériel d'Urodèles, mais il a retrouvé chez le *Paris quadrifolia* une gaine et des processus latéraux autour de l'axe chromosomique alvéolisé (fig. 1 de son mémoire); il n'a pas observé cependant avec certitude la spirale périaxiale. « *I think*, dit-il, *it quite likely that there may be also a very fine periaxial spiral in correspondance with the lateral process, round the axis of the chromosomes; and that if this spiral cannot be made out with certainty (I think I sometimes catch glimpses of it), it is because the image of it is obscured by that of the walls of alveoles. But this, if it exists, is certainly not the spirally coiled thread described by* Bonnevie ».

Au début de la télophase, prétend Bolles Lee, les axes avec spirales périaxiales sont très nets et on peut reconnaître encore la gaine, mais plus tard, par suite de l'allongement des axes, les aspects deviennent moins évidents. La gaine semble disparaître au cours des processus télophasiques et l'on n'en retrouve plus trace dans les noyaux quiescents, il en est de même pour la spirale périaxiale.

Le spirème prophasique paraît constitué de filaments tortueux et variqueux, souvent manifestement doubles, unis par des trabécules interchromosomiques, mais on ne voit aucune gaine ni processus latéraux. A des stades plus avancés, on peut souvent apercevoir avec certitude, mais cependant avec une extrême difficulté, une gaine et des processus latéraux. Un peu plus tard les gaines sont bien visibles, la plupart étant en contact avec leurs voisines et les processus latéraux prennent une très grande extension; à ce moment les spirales sont en voie de formation.

Lorsque les chromosomes se contractent, ils deviennent plus largement espacés, gaines et processus sont alors aussi bien caractérisés qu'à l'anaphase; ce n'est qu'à ce dernier stade que les spirales périaxiales atteignent leur complet développement.

Selon l'auteur, je le rappelle, il existerait deux types de chromosomes : l'un qui n'a jusqu'à présent été trouvé que chez les végétaux, avec axe se montrant alvéolisé de la prophase jusqu'à la télophase; l'autre, jusqu'à pré-

sent spécial aux animaux, où il n'y a jamais d'alvéolisation de l'axe. La gaine paraît commune aux deux types, il en est peut-être de même pour la spirale périaxiale.

Je me suis attaché, en utilisant les procédés de technique mentionnés par Bolles Lee, à rechercher minutieusement dans les objets que j'avais étudiés les particularités signalées par lui, mais je dois dire dès maintenant que je suis arrivé à des résultats négatifs ou bien ne paraissant pas pouvoir être interprétés comme le fait l'auteur. Nous allons envisager successivement la question de l'*axe chromosomique*, de la *spirale périaxiale*, de la *gaine* et des *processus latéraux*.

1° *Axe chromosomique.*

A. S'il est évident que chez beaucoup de végétaux, les chromosomes sont alvéolisés à plusieurs stades de leur évolution, certaines espèces, par contre, ne montrent aucune alvéolisation. De nouvelles recherches sur le *Pteris cretica* ne m'ont en aucune façon permis de modifier ma façon de voir antérieure. Mais l'auteur pourra peut-être répondre que ces chromosomes sont d'un calibre beaucoup trop faible pour que l'on puisse y discerner l'alvéolisation qui y existe. Nous dépasserions ainsi le terrain des observations purement scientifiques et toutes les assertions sont alors possibles.

B. J'ai employé tout à l'heure l'expression à *plusieurs stades*, car, contrairement aux dires de Bolles Lee, il ne m'apparaît pas que, dans les cas où l'alvéolisation est réelle, cette alvéolisation se montre de la prophase à la télophase, comme il le prétend. Il me semble inutile de revenir ici sur cette question que j'ai exposée déjà à maintes reprises au cours de mon mémoire.

La méthode de coloration inaugurée par Bolles Lee présente, dans certains cas, quelques avantages, car elle permet de déceler des détails de structure qui, par les procédés habituels, sont voilés par une surcoloration. En effet, j'ai pu remarquer que l'alvéolisation des chromosomes dans l'*Hymenophyllum tunbridgense* débute plus tôt que je ne l'avais vu antérieurement : dans les figures de couronne polaire, on observe *toujours* que les chromosomes ne sont pas de structure homogène, mais présentent des tractus plus épais limitant des espaces plus clairs, fig. 267; j'ai fait des constatations analogues chez l'*Osmunda regalis*.

Nous discuterons dans un instant quelle valeur il faut attribuer à la partie chromosomique chromatophile, à savoir si c'est là le chromosome dans son entier ou seulement un axe, comme le prétend Bolles Lee.

2° *Spirale périaxiale.*

Malgré le soin que j'y ai apporté, je n'ai pu arriver à identifier la spirale périaxiale de Bolles Lee. Les figures d'anaphase donnent effectivement l'*impression* d'une structure chromosomique spiralée (cf. fig. **267**, relative à l'*Hymenophyllum tunbridgense*, et fig. **268**, relative au *Podophyllum peltatum)*, mais ces aspects correspondent uniquement à ceux du début de l'alvéolisation : les alvéoles occupent une seule rangée axiale et les travées qui les séparent sont souvent obliques, ce qui donne l'illusion d'un aspect spiralé.

3° *Gaine et processus latéraux.*

Je n'avais jusqu'ici attaché aucune importance à une sorte d'auréole claire que l'on constate autour des chromosomes, principalement à la métaphase et à l'anaphase, fig. **269**, **270**, **271**, **272**, **267**, **268**. C'est cette zone claire qui correspond à l'espace situé entre la « gaine » et l' « axe » chromosomiques de Bolles Lee. Rappelons que cet espace serait traversé par de très fins tractus de substance chromatique reliant la spirale périaxiale à la gaine.

A mon avis, les « structures » visibles à certains stades et situées *en dehors* de ce que les cytologistes ont considéré jusqu'à présent comme chromosome (mais qui n'en serait qu'une partie, selon Bolles Lee, l'axe chromosomique) n'appartiennent nullement à l'entité chromosomique, mais au cytoplasme ou à la zone fusoriale. J'appuierai mes conclusions sur les données suivantes.

A. L'espace périchromosomique, tel qu'on le voit par exemple à la métaphase, n'est pas limité par une membrane; si, en certains points, il est régulier, dans d'autres il se confond insensiblement avec le cytoplasme.

B. J'ai pu constater qu'il n'y a pas toujours un espace propre à chaque chromosome, mais qu'assez souvent plusieurs chromosomes voisins peuvent être entourés d'une zone claire, fig. **267**. Bolles Lee a du reste représenté des aspects semblables, en particulier dans la fig. 3 de son mémoire, relative au *Triton alpestris*. On comprend assez difficilement que la « gaine chromosomique », si elle a une telle valeur, puisse manquer entre deux chromosomes très proches; elle devrait être, au contraire, plus apparente, puisqu'il y aurait là deux gaines adhérentes.

C. La zone claire existant autour des chromosomes n'est pas du tout

spéciale à ces éléments; on en remarque aussi avec une grande netteté à la périphérie des formations mitochondriales, FIG. **273**, ou d'inclusions cytoplasmiques, des gouttelettes d'huile, par exemple, FIG. **274**. Dans ces deux derniers cas, les aspects sont *absolument identiques* à ce qui existe autour des chromosomes; si l'on peut à la rigueur soutenir que les mitochondries sont pourvues d'une gaine, la chose n'est pas plausible en ce qui concerne les inclusions cytoplasmiques inorganiques.

Je ne sais quelle peut être la signification de ces zones claires; s'agit-il d'un phénomène purement physique, de tension superficielle, par exemple, ou bien encore d'un effet de la fixation pouvant occasionner soit une rétraction du cytoplasme ou de la substance de la zone fusoriale autour des corps figurés, soit une rétraction de ces corps eux-mêmes. Dans ce dernier cas, on pourrait admettre que, sur le vivant, les chromosomes occupent complètement tout l'espace qui nous parait incolore après fixation; cette hypothèse me semble toutefois assez peu vraisemblable.

Un seul fait militerait peut-être en faveur de la thèse de BOLLES LEE : c'est la présence des nombreux « processus latéraux » *chromatiques* que l'auteur décrit et figure comme reliant l'axe chromosomique à la gaine. Je n'en ai pas rencontré dans mon matériel; j'ai vu seulement et *tout à fait exceptionnellement* (cf. FIG. **268**) de petits tractus traversant la zone claire périchromosomique et qui m'ont paru des tractus cytoplasmiques. De nouvelles recherches sur ce point sont donc encore nécessaires. En tous cas, s'il se trouve réellement dans certains objets des tractus chromatiques périchromosomiques, leur existence pourrait sans doute s'expliquer par le simple fait d'un artifice de fixation; ils seraient de la sorte comparables aux filaments que l'on a décrits comme reliant les nucléoles entourés d'un espace clair au reste du « réseau » nucléaire.

*En résumé, à mon avis, la notion structurale du chromosome, telle que les cytologistes l'envisageaient, doit être maintenue, tout au moins en ce qui concerne les végétaux.* (1)

LILLE, juin 1921.

(1) Dans du matériel de *Triton alpestris* (testicule), fixé au liquide de BOUIN, que Mr le Prof. DEHORNE a bien voulu mettre à ma disposition, ce dont je le remercie vivement, j'ai pu observer de nombreuses figures de métaphase et d'anaphase. Leur étude n'a fait que me confirmer ce que j'avais constaté chez les végétaux : espace clair périchromosomique n'ayant nullement la valeur que lui attribue BOLLES LEE, absence de « processus latéraux » chromatiques, non existence de spirale périaxiale (comme je l'ai dit plus haut, les aspects que l'on pourrait prendre pour ceux d'une spirale étant dus sans doute à l'existence d'une alvéolisation, peu marquée toutefois dans les chromosomes anaphasiques de *Triton*). — *(Note ajoutée pendant l'impression).*

## EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE IX.

FIG. **267**. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Chromosomes anaphasiques montrant l'alvéolisation précoce (aspect spiralé); à remarquer les espaces clairs périchromosomiques. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2. Oc. 18 (Pages 471, 472.)

FIG. **268**. *Podophyllum peltatum*. — Chromosome anaphasique montrant l'alvéolisation précoce (aspect spiralé); à remarquer l'espace clair périchromosomique, traversé vers l'extrémité distale par deux fins tractus cytoplasmiques. BOUIN; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

FIG. **269**. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Chromosome métaphasique entouré d'un espace clair. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

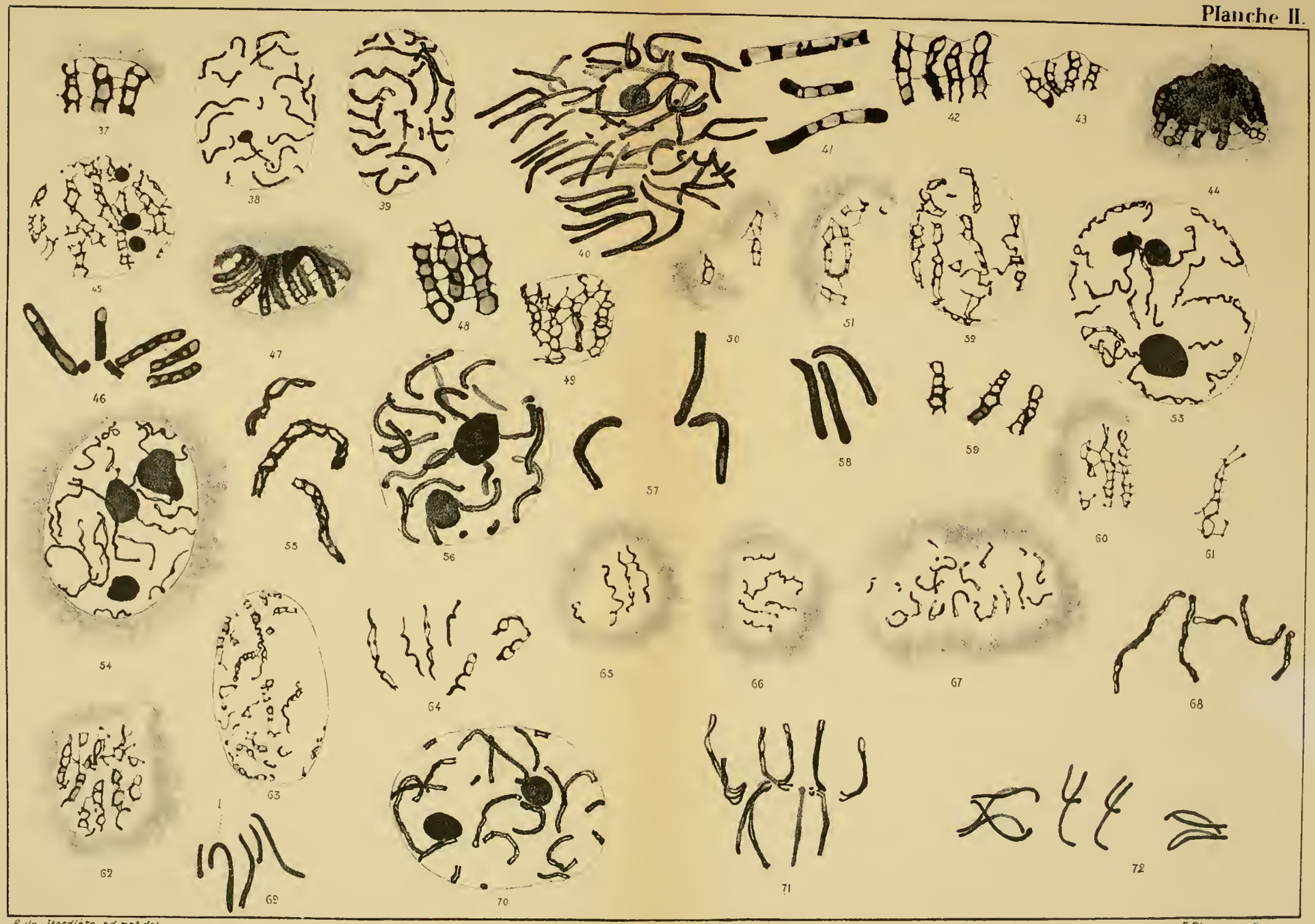
FIG. **270**, **271**, **272**. *Osmunda regalis* var. *obtusiuscula*. — Chromosomes métaphasiques entourés d'un espace clair. BOUIN; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

FIG. **273**. *Pteris cretica*. — Mitochondries (entourées d'un espace clair) dans une cellule du périblème de la racine. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 473.)

FIG. **274**. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Gouttelettes d'huile (entourées d'un espace clair) dans une cellule du rhizome. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 473.)

R. de Licardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux. T. Biesemans Sculp.

*Hymenophyllum tunbridgense.*

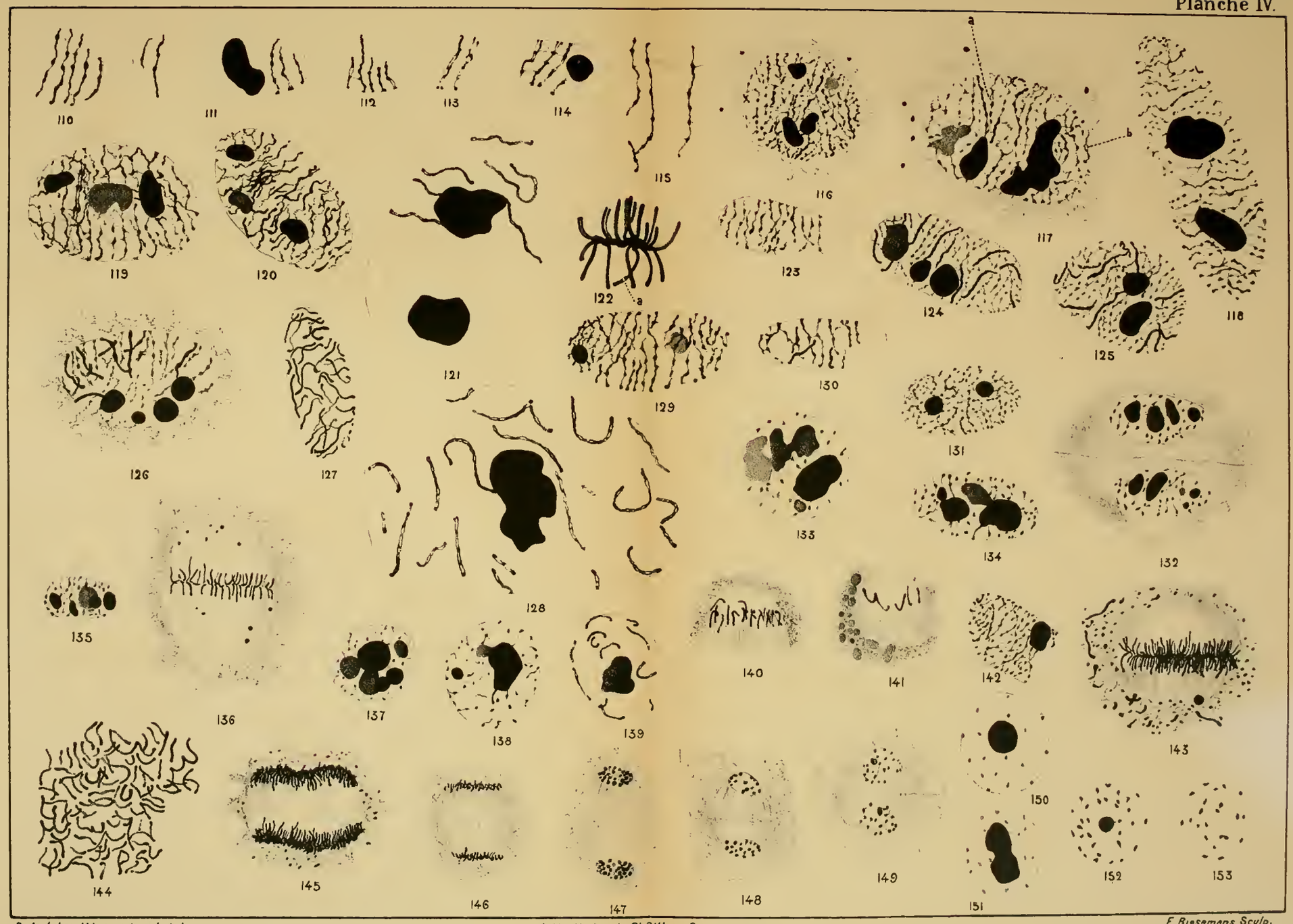



P. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles Brux F. Biesemans Sculp.

*Hymenophyllum demissum (37-41), asplenioides (42), fucoides (43); Trichomanes reniforme (44), Colensoi (45); Leptopteris superba (46-58); Osmunda cinnamomea (59-69), regalis (70-72).*

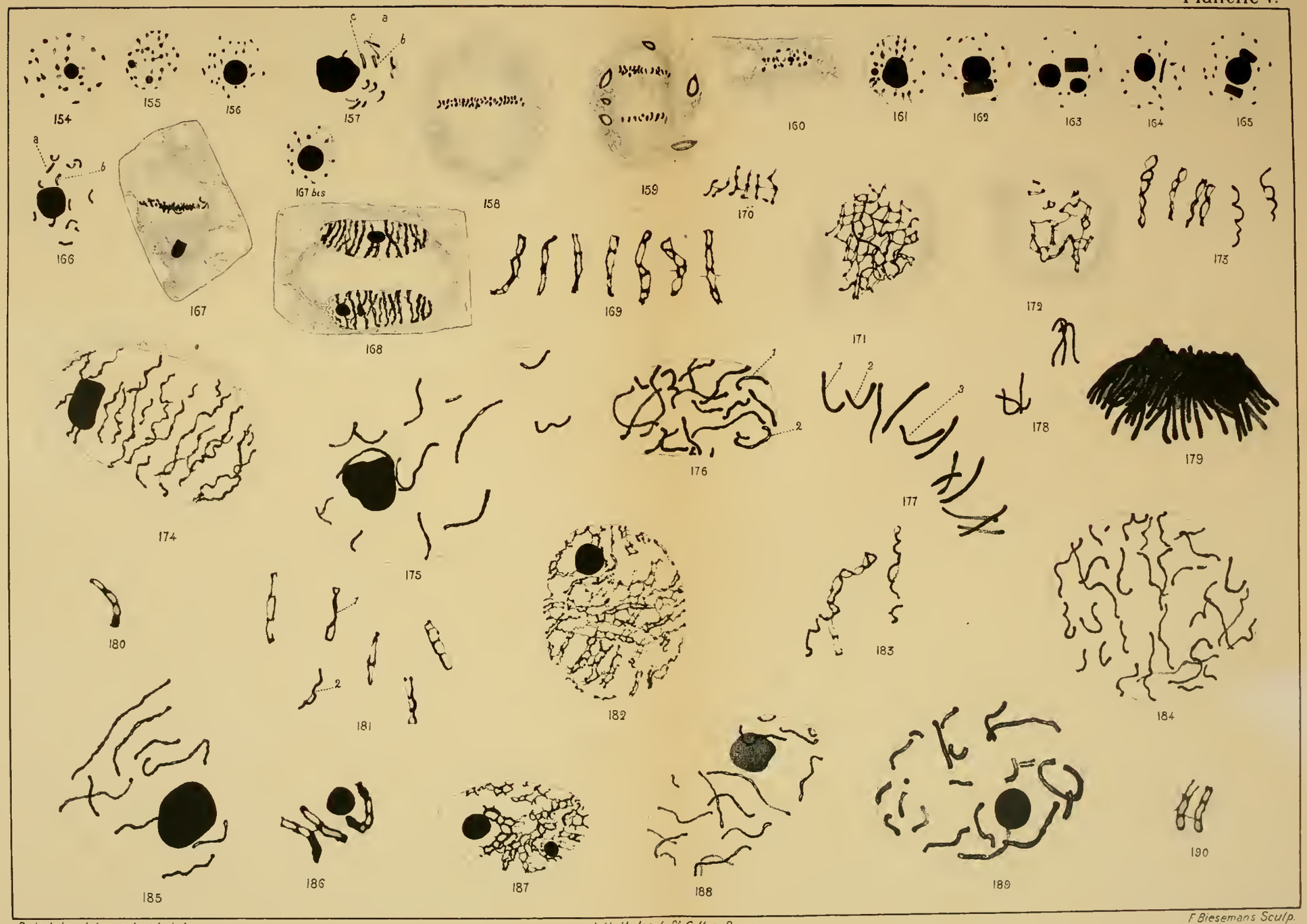
R. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles - Brux. F. Biesemans Sculp.

*Pteris cretica (73-89); Alsophila phalerata (90); Marshalliana (91);*
*Dryopteris mollis (92-96); Oleandra articulata (97); Phyllitis Scolopendrium (98-100);*
*Doodia aspera (101-102); Adiantum capillus-Veneris (103);*
*Polypodium aureum (104-108); vulgare (109).*



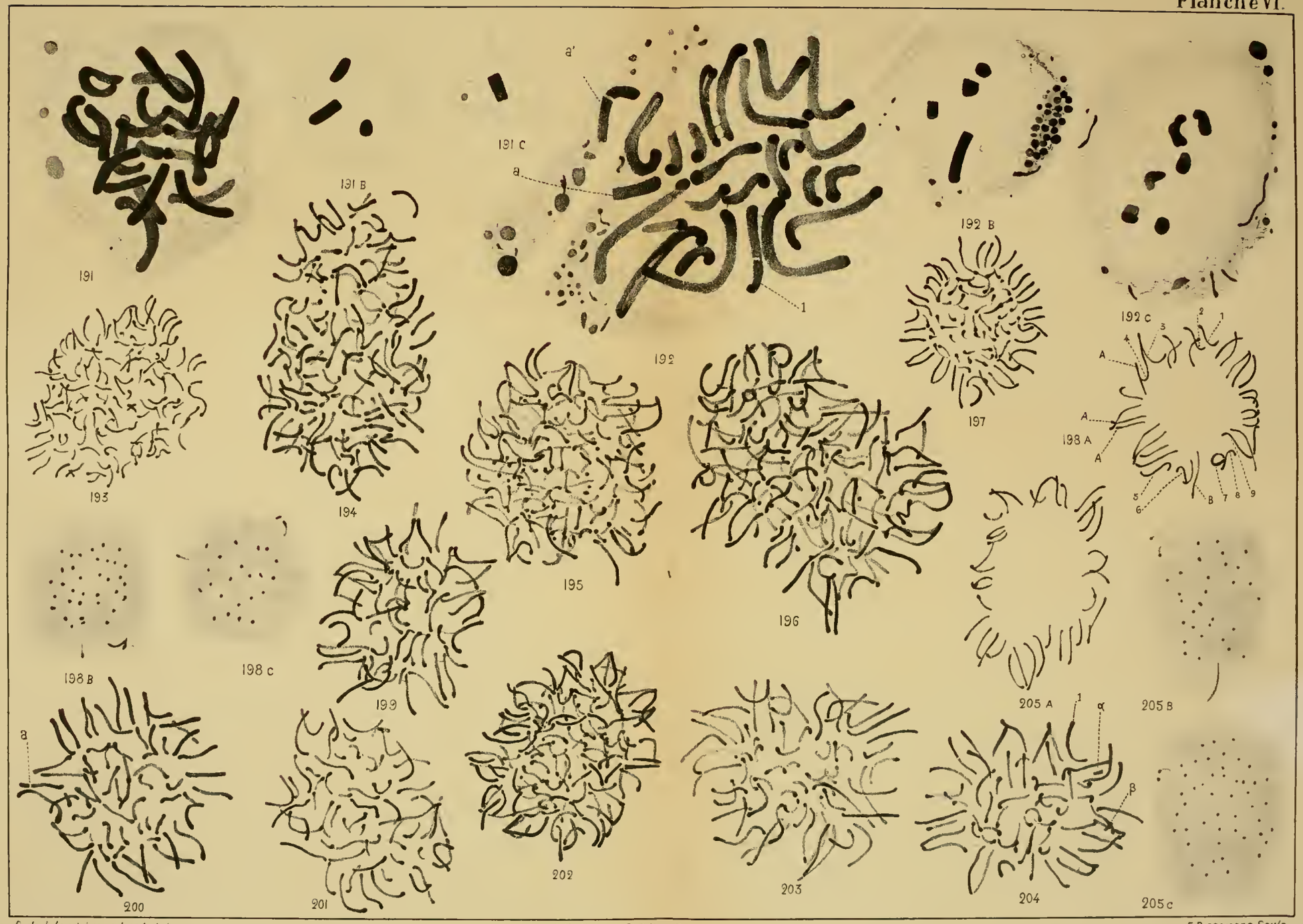

R. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles - Brux. F. Biesemans Sculp.

*Polypodium vulgare (suite, 110-123), x. Schneideri (124-128).*
*Ceratopteris thalictroides (129). Gleichenia flabellata (130, 131).*
*Marsilea quadrifolia (132-134). Drummondii (135, 136). Pilularia globulifera (137-144).*
*Ophioglossum vulgatum (142-145). Azolla caroliniana (146-153).*



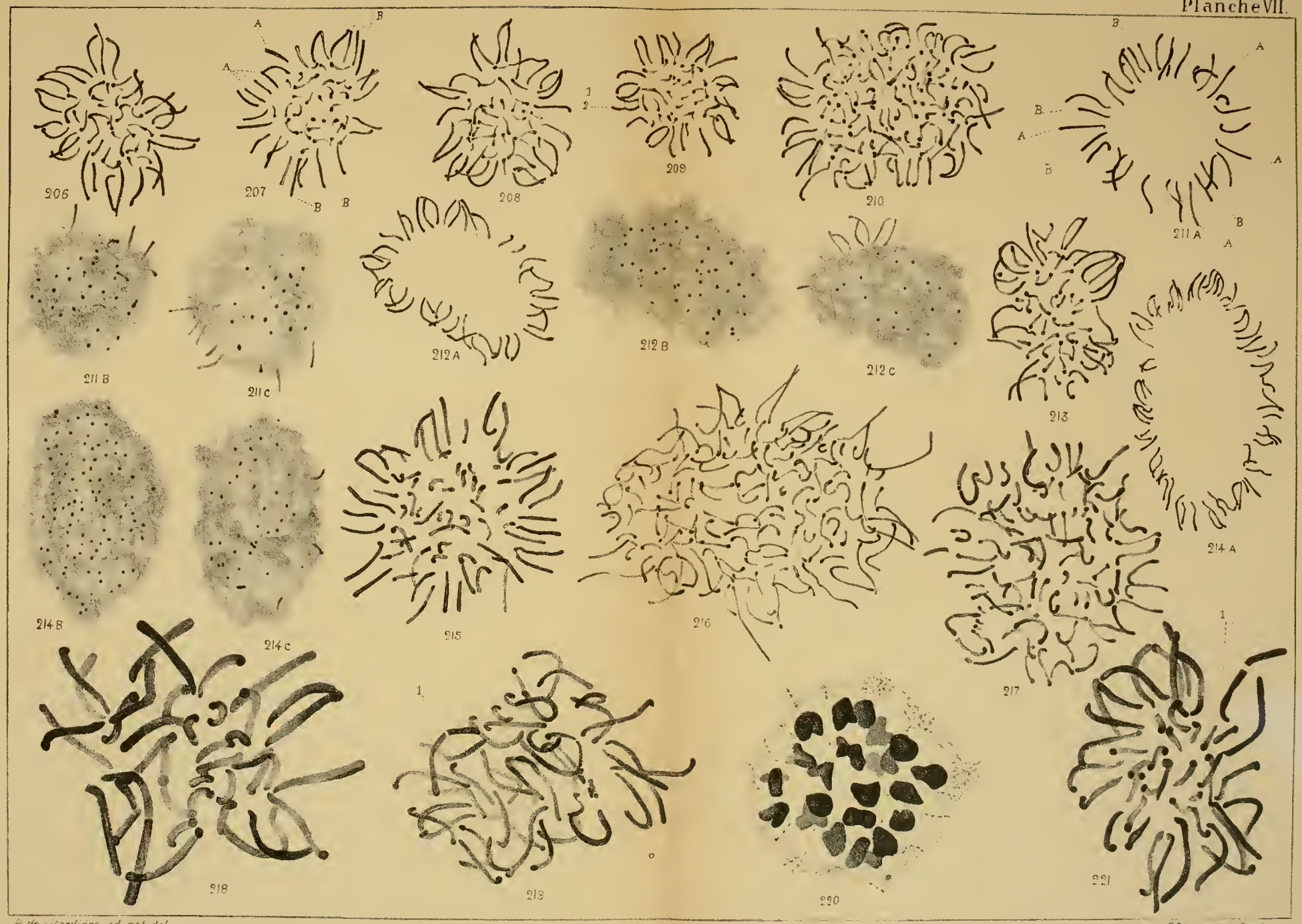

R. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux. F. Biesemans Sculp.

*Azolla caroliniana (suite, 154-159); Salvinia auriculata (160-167), natans (167 bis); Blechnum occidentale (168-178); Trichomanes radicans (179-185); Marattia fraxinea (186-189); Angiopteris d'Urvilleana (190).*



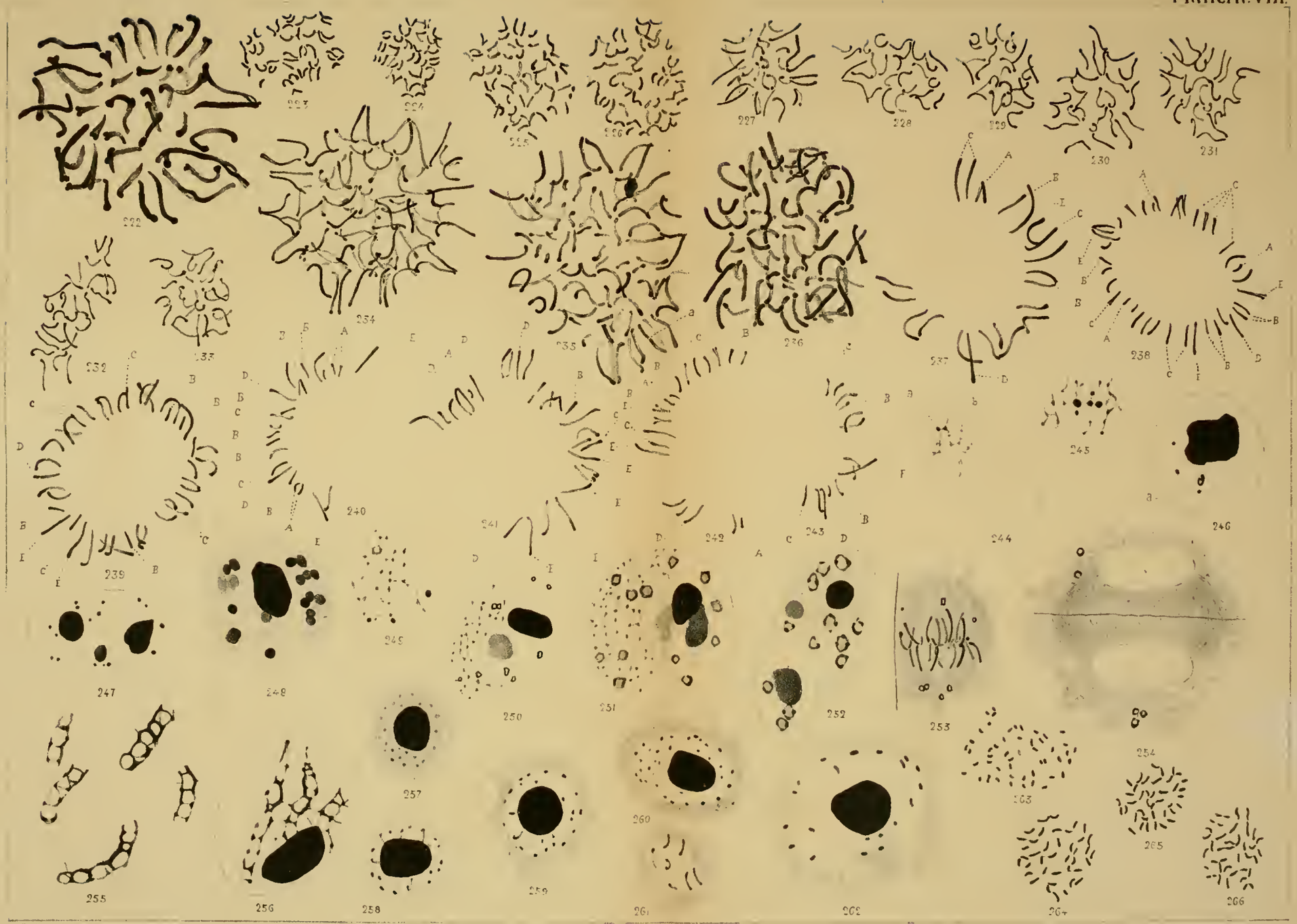

R. de Lilarnière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux F. Biesemans Sculp.

*Chromosomes métaphasiques vus du pôle : Hyménophyllacées (191, 192); Cyathéacées (193); Polypodiacées (194-213).*




P. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux. F. Biesemans Sculp.

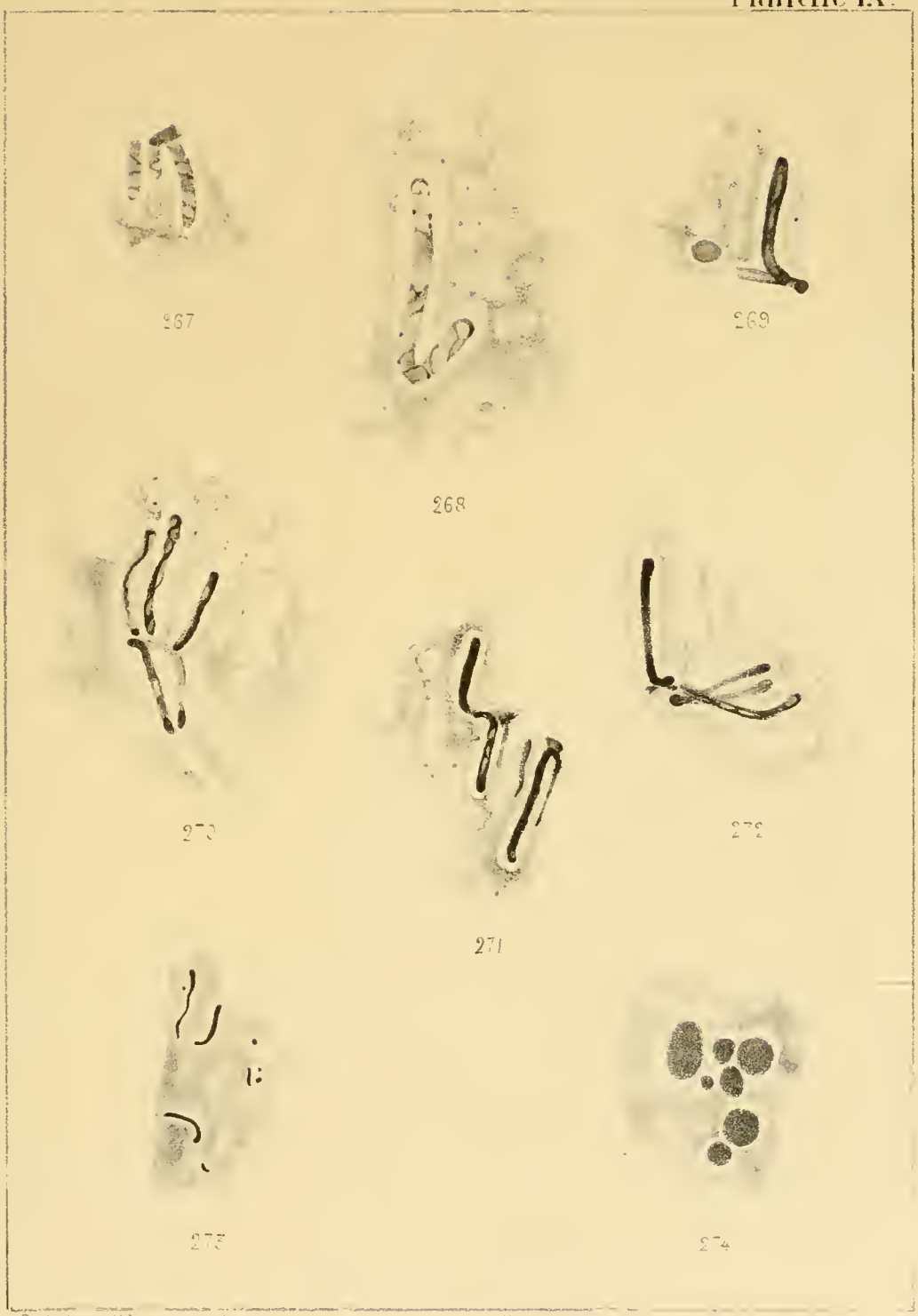
*Chromosomes métaphasiques vus du pôle : Polypodiacées (suite, 206, 215), Parkériacées (216), Schizéacées (217), Osmundacées (218-221).*



R. de Libardière ad nat. del. — Lith. Jacob S. Gilles Brux. — E. Giesemans Sculp.

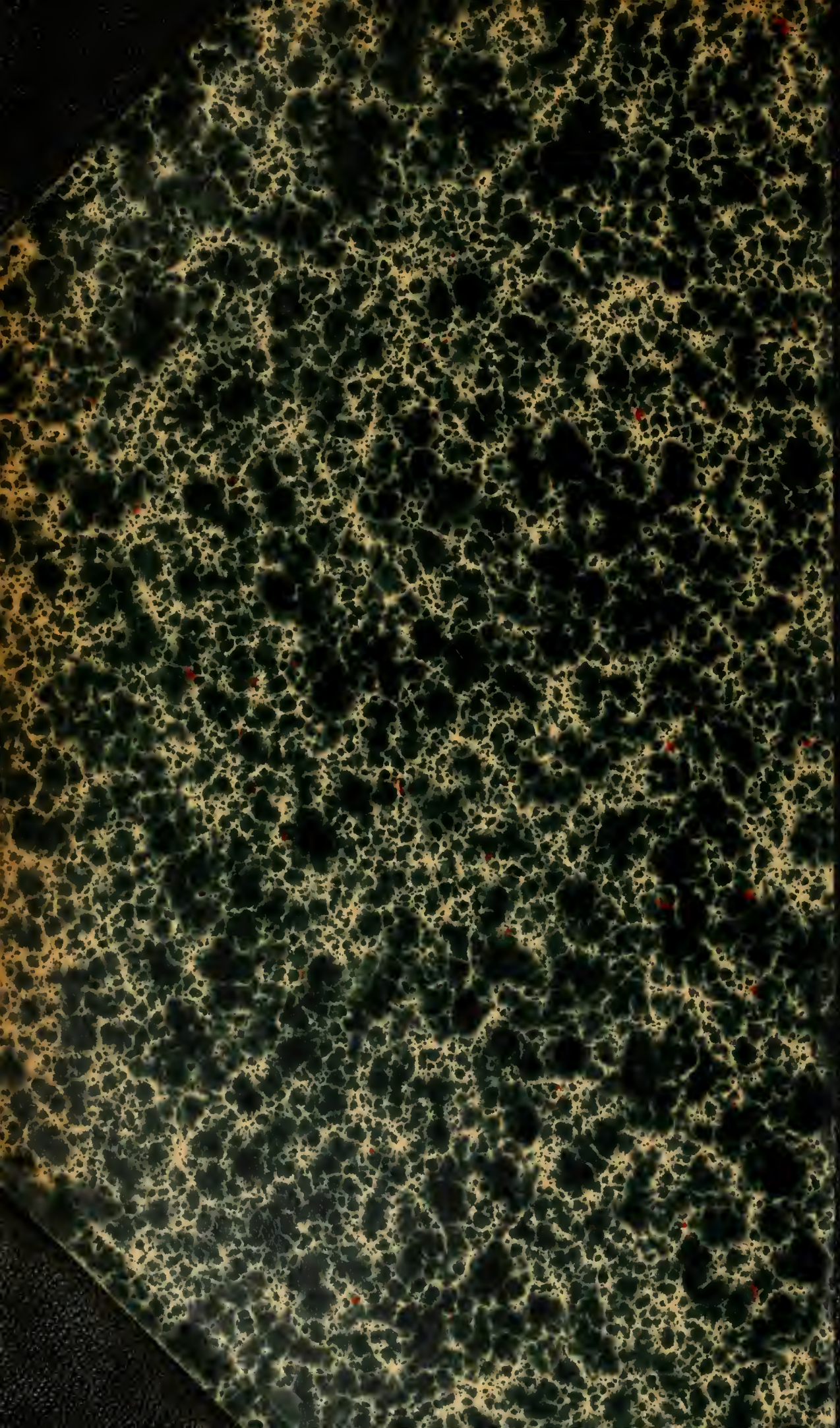
*Osmundacées (suite, 222); Salviniacées (223-226); Marsiléacées (227-233); Marattiacées (234-236); Nephrolepis exaltata (237); Dryopteris setigera (238-243); Woodwardia radicans (244-248); Dryopteris spinulosa subsp. dilatata (249-254) - Phanérogames: Ephedra fragilis (255-256); Carex ligerica (257-260); C. plantaginea (261-263); Juncus conglomeratus (264-266).*

Planche IX.




R. de Litardière ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux.

# TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXXI.

I. Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens. — I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens, par P. Cappe de Baillon . . . . . 5

II. Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées, par René de Litardière . . . . . 253